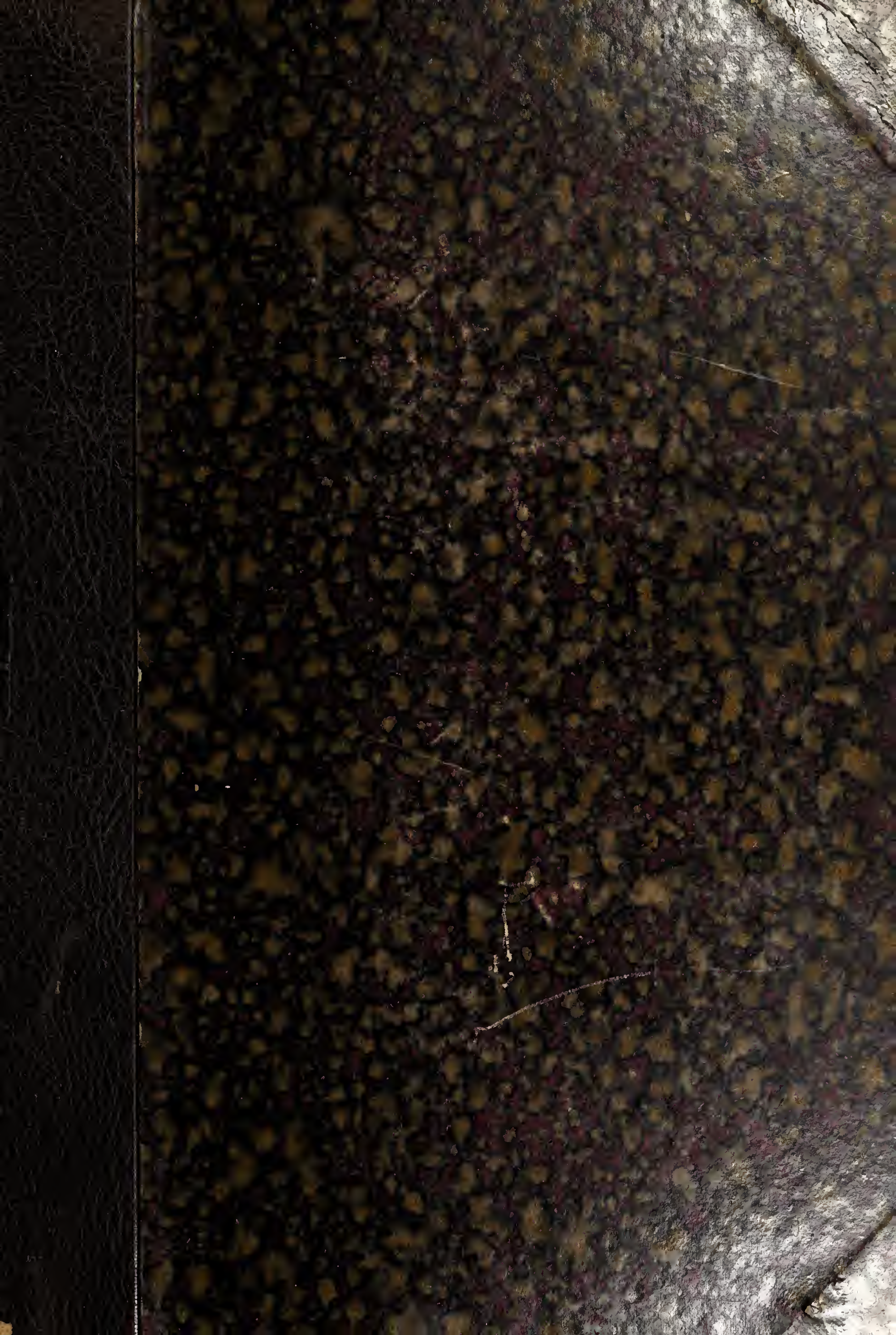








FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. FÜNFTER BAND

(DER GANZEN REIHE 105. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 15 TAFELN UND 188 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

Inhaltsverzeichnis.

Heft I, pag. 1—126 erschien am 2. November 1912
„ II, „ 127—240 „ „ 4. Januar 1913
„ III, „ 241—336 „ „ 22. Februar 1913
„ IV, „ 337—448 „ „ 9. Mai 1913.

Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Hydrocharideen.

Von **Nikolaus Montesantos.**

(Mit Tafel I—V.)

Die Hydrocharideen sind Sumpf- oder Wasserpflanzen, die man nach ihrer Lebensweise in drei Gruppen einteilen kann: 1. In untergetauchte, 2. in schwimmende und 3. in solche, die in Sumpfboden oder seichtem Wasser leben und ihre Blätter an die Luft heraustreiben.

Als untergetauchte Pflanzen weisen sie außer bandförmigen Blättern wie Vallisneria und Blyxa auch solche auf, die gestielt und mit großer Spreite versehen sind, wie es bei Ottelia der Fall ist. Bei den letzteren sind auch die bandförmigen Blätter vorhanden, durch Übergangsformen geht die Pflanze aber zu herzförmigen über. Die schwimmende Stratiotes hat die bandförmige Blattgestalt beibehalten und die höher entwickelten Blätter unterscheiden sich durch das Vorhandensein von Spaltöffnungen. Hydrocharis bildet nur herzförmige Blätter, die auf dem Wasserspiegel schwimmen. Limnobium steht Hydrocharis sehr nahe und zeichnet sich bezüglich der Blattform dadurch aus, daß sie außer den Schwimmblättern auch Luftblätter besitzt. Beide Blattformen sind gestielt und mit herzförmiger Spreite versehen, die ersteren sind von rundlicher Gestalt und zwar so, daß die zwei Ränder an der Basis der Spreite aufeinander fallen und infolgedessen der Stiel nicht mehr am Rande, wie bei den Luftblättern sitzt, sondern fast bis in die Mitte verschoben wird. Ferner weist das Schwimmblatt eine schwammige Struktur an der Unterseite auf, und Spaltöffnungen sind nur auf der Oberseite wie bei Hydrocharis vorhanden, während die Luftblätter solche auf beiden Seiten aufweisen, der schwammigen Beschaffenheit dagegen vollständig ermangeln und eine Förderung des Xylems zeigen (Fig. 1, 2). Das erste schwimmt, das zweite ragt weit aus dem Wasserspiegel heraus. Diese Pflanze treibt zuerst die Schwimmblätter heraus und durch Übergangsformen die hochdifferenzierten Luftblätter. Wenn sie dieses Stadium hinter sich hat, beginnt die Blütenbildung.

Bei den zwei ersteren untergetauchten Pflanzen, Vallisneria und Blyxa, unterbleibt die Stomatabildung vollständig. Die Spaltöffnungen

treten erst bei Ottelia am Blattrande als Wasserspalten auf, und als echte Spaltöffnungen auf den Kelchblättern derselben Pflanze, die aus dem Wasser heraustreten. Bei den schwimmenden Hydrocharis und Stratiotes sind die Stomata zahlreich auf den hochentwickelten Blättern vorhanden.

Die Gefäßbildung ist bei Vallisneria und Blyxa fast vollständig unterblieben, nur im Stamm sind einige mit netzförmigen Verdickungen versehene Zellen vorhanden. Die Gefäße bei Ottelia zeigen zwar zarte, aber deutliche spiral-netzförmige Wandverdickungen. Bei den übrigen Stratiotes, Hydrocharis, Limnobium, ist der Gefäßteil hoch differenziert.

Die Wurzel bei Vallisneria und Blyxa bleibt auf einer niederen Entwicklungsstufe, indem der axiale Strang, wie im folgenden eingehend beschrieben wird, nur aus einer Schicht von radial liegenden Zellen und einem mittleren Gefäß besteht: Ottelia zeigt eine höhere Entwicklung, indem außer dem zentralen Gefäß ein geschlossenes Pericambium und fünf peripherische Siebröhren vorhanden sind. Hier läßt sich die Wurzel von Elodea anschließen, bei der noch fünf peripherische Gefäße nachgewiesen sind. Höher entwickelt sind die Wurzeln von Stratiotes, Hydrocharis und Limnobium.

Die Befruchtung der Blätter geschieht in der Weise, daß die Blüten aus dem Wasser heraustreten, durch Verlängerung entweder des Blütenstieles oder des oberen Teiles des Fruchtknotens, während der übrige Teil desselben tief untergetaucht bleibt. Die Samenreifung muß bei allen unter dem Wasserspiegel stattfinden, wobei entweder eine Krümmung des Blütenstieles, wie bei Limnobium, Ottelia, oder eine spiralige Einrollung derselben wie bei Vallisneria, oder eine Senkung der ganzen Pflanze, wie bei Stratiotes vorkommen kann. Damit will aber nicht gesagt sein, daß diese Vorgänge eine direkte Folge der Befruchtung sind.

Wie schon oben erwähnt wurde, besitzen die Pflanzen Limnobium, Stratiotes zwei Blattformen, wenn man sie so auffassen will. Diese Eigentümlichkeit veranlaßte die Annahme, daß sie Gebilde der direkten Anpassung an das Leben der Pflanze in verschiedenen Medien sind, so daß Constantin sogar angibt, daß ein und dasselbe Blatt, das sich unter dem Wasserspiegel befindet, sobald es an die Luft kommt, Spaltöffnungen bildet.

In dieser Arbeit will ich also zunächst einige morphologische Untersuchungen über diese Pflanzen anstellen, dann meine Versuche anschließen über die oben erwähnte Frage: ob die Heterophyllie bei Limnobium und Stratiotes als Ursache die direkte Anpassung an die Umgebung hat, mit anderen Worten: ob das Medium einen direkten Ein-

fluß auf die Pflanze ausübt und die Bildung der einen oder anderen Blattform verursacht, und schließlich einige Versuche beschreiben, die zur Erklärung der Senkung von Stratiotes aloides im Winter beitragen.

I.
Limnobium Boscii.

Zwei gegeneinander stehende Niederblätter N, N_I, Fig. 3 umhüllen die junge Ausläuferpflanze von Limnobium vollständig. Von diesen ist das erste steril, in der Achsel des zweiten N_I entwickelt sich ein Höckerchen, das nach kurzer Zeit sich in drei Achselknospen: A, a, a' unterscheiden läßt, und zwar in eine mittlere und zwei seitliche. Die mittlere ist die Anlage des ersten Ausläufers, indem sie das erste Niederblatt n und ihm gegenüber das zweite n_I bildet. Der Vegetationskegel nimmt an Größe zu und in der Achsel dieses zweiten Niederblattes entstehen die Achselknospen ${}_1a, A_1, {}_1a'$, wovon die mittlere der nächsten Generation entspricht. Gleichzeitig fängt am Hauptvegetationspunkt V die Laubblattbildung an. Nachdem das Achselprodukt des zweiten Niederblattes sich in die drei Knospen a, A, a' getrennt hat, erscheint am Vegetationspunkt V das erste Laubblatt; indem die mittlere Knospe A ein rasches Wachstum der Länge nach zeigt, kommt sie höher zu stehen als die Anlage de ersten Laubblattes B.

Das erste Blatt B steht zu dem zweiten Niederblatt N_I in einem Winkel von etwa 144°, ebenso die nachfolgenden Blätter, so daß sie in einer $^2/_5$-Divergenz am Vegetationspunkt angeordnet sind.

Die Blätter N, B, B_2, B_4 usw. sind steril, so daß die Anordnung der fertilen Blätter N_1, B_1, B_3, ... wieder eine Spirale von $^2/_5$ bildet.

Mit dem Wachstum der neuen Pflanze streckt sich der neue Ausläufer A und nimmt eine horizontale Stellung an, so daß er die gerade Fortsetzung des Ausläufers bildet, aus dem die Mutterpflanze sich entwickelt hat. Die Medianebene der zwei Niederblätter N und N_I steht mit derjenigen der zwei Niederblätter n und n_I des Ausläufers A in einem Winkel von ca. 144°. In demselben Winkel stehen die zwei Ebenen der Niederblätter von den Ausläufern A und A_I, so daß jede neue Pflanze nicht an derselben Seite des Ausläufersystems (Sympodiums) herauskommt, sondern die Pflanzen zu den Ausläufern wieder in einer Spirale von $^2/_5$ angeordnet sind. Infolgedessen hat erst die sechste vegetative Generation dieselbe Richtung wie die Mutterpflanze, durch Krümmung aber richten sich alle Generationen nach oben.

Wie in der Achsel des zweiten Niederblattes wird dasselbe Knospensystem auch in der Achsel jedes fertilen Laubblattes angelegt. Der

Unterschied zwischen dem ersten Ausläufer *A* und den späteren besteht nur in dem raschen Wachstum und der Richtung. Kaum ist der zweite Ausläufer zum Vorschein gekommen, als der erste schon vier weitere vegetative Generationen gebildet hat. Die Kräftigkeit des ersten Ausläufers hat zur Folge das Unterbleiben der Entwicklung der folgenden; sie stehen aber in Korrelation zueinander, so daß, wenn man den Hauptausläufer abschneidet, der zweite ihn ersetzt. Anders aber verhalten sie sich bei schlechten Ernährungsbedingungen, wie z. B. bei Kultivierung auf dem Lande, wovon wir weiter sprechen werden. Dann läßt sich ein gleiches Wachstum bei allen Ausläufern beobachten, so daß sie nach allen Richtungen hin neue Pflanzen erzeugen können. Das ist daraus zu erklären, daß der erste wegen der ungünstigen Bedingungen nicht zur vollen Entwicklung gelangt ist, weshalb sich der zweite entwickelt hat und dann der dritte usw.

Das Wachstum der zwei seitlichen Achselknospen *a* und *a'* unterbleibt und, wie wir weiter sehen werden, wird sich später die rechte und seltener die linke Knospe zur Infloreszenz entwickeln. Die andere bleibt unter normalen Verhältnissen unentwickelt.

Die Wurzeln einiger Hydrocharideen (Hydrocharis morsus ranae, Limnobium Boscii usw.) weisen eine Eigentümlichkeit auf. Sie besitzen nämlich bekanntlich anstatt einer Wurzelhaube eine Anzahl von einer Zellage dicken Kappen, die sich von der Wurzel leicht trennen lassen, weshalb Udo Dammer[1]), um die biologische Bedeutung dieser Kappen zu erklären, zu dem Schlusse gekommen ist, daß bei heftigem Regenguß, welcher das Wasser anschwellen macht, dank dem Bau ihrer Blätter die Pflanze in die Höhe getrieben wird und deswegen die Wurzeln aus dem schlammigen Boden ausziehen muß, indem sie die Wurzel wie den Finger aus dem Handschuh herauszieht, ohne daß die Wurzelspitze verletzt wird. Diese Erklärung scheint uns höchst unwahrscheinlich. Daß die Kappen als Schutzorgan für die Wurzelspitze dienen, unterliegt keinem Zweifel. Doch ist vielmehr anzunehmen, daß diese Kappen nicht das Ausziehen, sondern das Eindringen in den Boden erleichtern. Eine solche Wurzel hat mit den Kappen eine pfeilförmige Gestalt. Die innere Kappe ist, wie wir weiter sehen werden, die größte. Beim Ausziehen der Wurzel würden natürlicherweise alle übrigen Kappen mit ihr im Boden bleiben. Wozu dann die große Anzahl der Kappen? Unsere Versuche beim Herausziehen haben gezeigt, daß die Kappen sich nicht von den Wurzeln trennen.

---

1) pag. 14.

Über die Genesis dieser Kappen ist Dammer zu keinem Resultat gekommen.

Janczewski[1]), der sich auch mit der Wurzel von Hydrocharis befaßt hat, schreibt: „la coiffe et l'épiderme constituent deux tissus indépendants. Il est cependant assez probable que leur génèse est commune".

Van Tieghem[2]) sagt: „la coiffe lui est étrangère et ne peut être assimilée à la coiffe épidermique des plantes ordinaires ...."

Strasburger[3]) schreibt, daß die Kappen ihrem Ursprung nach nicht zur Wurzel gehören, vielmehr aus einer die Wurzel bei ihrer Anlage umgebenden Hülle hervorgehen und demgemäß als Wurzeltaschen unterschieden werden.

Unsere Präparate gewannen wir im Querschnitt von jungen Ausläufern, wo in verhältnismäßig kleiner Ebene viele Wurzeln angelegt werden, so daß wir Längsschnitte von Wurzelanlagen bekamen. Die Fig. 4. zeigt einen solchen medianen Längsschnitt, der sehr deutlich die gemeinschaftliche Entstehung von Dermatogem und Periblem zeigt. Die Zellschicht, die sich direkt an Dermatogen anschließt, bildet die innerste Kappe. Da aber eine scharfe Abgrenzung zwischen den verschiedenen Schichten am Stamm nicht so deutlich ist, konnten wir nicht auch bei ganz jungen Anlagen die Genesis der Kappen unterscheiden. Am besten konnten wir ganz junge Stadien von Wurzeln bekommen beim Längsschnitt von Wurzeln, die im Begriff waren, Wurzeln zweiter Ordnung zu bilden. An solchen Präparaten ist es uns gelungen, die Entstehung der Kappen bis zu einem gewissen Grade zu verfolgen.

Eine solche Wurzel ist als haubenlos zu betrachten. Allem Anschein nach ist die Endodermis der Ursprung der Kappenbildung.

Sie bildet im Jugendstadium eine Umhüllung der Wurzelanlage und teilt sich durch Längswände in zwei bis drei Schichten (Fig 5). Wir konnten nicht beobachten, ob die innere Schicht der Rinde bei der Kappenbildung auch teilnimmt. Bei den anderen Monokotylen bildet die Endodermis die Wurzeltasche, um die jungen Wurzelanlagen zu schützen, und unterbleibt die weitere Entwicklung, wenn die Tasche zweischichtig ist. Hier aber geht der Vorgang noch weiter, indem sie sich in mehreren Zellschichten entwickelt und frühzeitig eine Auflösung des Zusammenhanges zwischen den aufeinander liegenden Schichten auftritt. Die innerste Kappe ist die größte, die äußerste die kleinste. Bei der Annahme, daß bei der Kappenbildung die Wurzel selbst keinen

1) pag. 168.
2) pag. 696.
3) pag. 40.

Teil nimmt, dürfen wir entwicklungsgeschichtlich nicht von Alter sprechen, obwohl die Zellen der äußeren schon längst in Dauerzustand übergegangen sind, während die Zellen der innersten sich noch in Teilung befinden. Die Zellen der Kappen zeigen dieselbe Teilungsart wie Dermatogen.

Die Dermatogenbildung scheint erst spät einzutreten, so daß bei jungen Wurzelanlagen ein Unterschied zwischen der innersten Kappenschicht und Dermatogen nicht deutlich ersichtlich ist. Die vier Zellschichten *K* (Fig. 4 und 6) entsprechen je einer Kappe, *D* bezeichnet Dermatogen, *P* Plerom und *E* Endodermis.

Ein Querschnitt an der Basis einer älteren Wurzel (Fig. 7) zeigt nach außen eine Epidermis aus etwa viereckigen Zellen und von einer Cuticula überzogen. Darauf folgt die äußere Rinde aus zwei bis drei Zellschichten, die aus rundlichen Zellen bestehen und zwischen denen kein Luftraum vorhanden ist. Die äußere Schicht der inneren Rinde besteht aus 13—17 radial liegenden, einschichtigen Zellreihen, wobei die Zellen länglich gestreckt sind. Diese Schicht bildet mit der innersten Schicht der äußeren Rinde die großen Luftkanäle. Diaphragmen sind in regelmäßiger Entfernung von ca. 1 mm voneinander vorhanden, die wie bei den Blättern aus stärkereichen Zellen bestehen. Darauf sind einzelne größere Zellen ersichtlich, gänzlich ausgefüllt von einer rötlichen, nicht flüssigen Masse (Fig. 7 *c*). Die Entstehung der Luftlücken hat Rohrbach eingehend bei Hydrocharis beschrieben. Die radialen Zellreihen der Rinde enden nach innen in zwei Zellen und stoßen endlich an die aus rundlichen, mit verdickten Wänden versehenen Zellen bestehende Stärkescheide, die zweischichtig ist und zwischen je vier Zellen einen Luftraum besitzt. In der äußeren Schicht der inneren Rinde sind protoplasmatische, stärkeführende Zellen vorhanden, die miteinander verbunden sind. Die Fig. 9 zeigt einen Längsschnitt einer Wurzel, in dem diese Zellen getroffen sind. Dieselben Zellen haben wir bei Hydrochariswurzel beobachtet (Fig. 9 rechts).

Der axiale Gefäßstrang zeigt unter der Endodermis das Pericambium und direkt darauf die radial liegenden großen Ringgefäße. Die Zahl der Gefäßteile variiert zwischen drei und sieben. Der Siebteil liegt zwischen den Gefäßen. In der Mitte des Stranges sind die Zellen etwas größer und besitzen verdickte Wände (Fig. 8).

Die Wurzelanordnung bei Limnobium stimmt mit der von Hydrocharis einigermaßen überein. Bei Hydrocharis tritt sie stets an der Basis der in der Achsel des zweiten Niederblattes sich entwickelnden neuen Generation auf und durchbricht infolgedessen das zweite Nieder-

blatt. Deshalb ist uns die Angabe Rohrbach's nicht ganz klar, der schreibt: „Die Wurzel durchbricht dann frühzeitig je nach ihrer Stellung eines dieser Blätter". Die erste Wurzel hat nämlich stets dieselbe Stellung an der Basis der neuen Generation und diese entsteht immer in der Achsel des zweiten Niederblattes; infolgedessen ist es unmöglich, daß sie das erste Niederblatt durchbricht, wohl aber ist dies der Fall bei der zweiten Wurzel, die an der Basis des ersten Laubblattes sich entwickelt. Der Unterschied bei Limnobium besteht darin, daß, bevor die das zweite Niederblatt durchbrechende Wurzel austritt, die sofort wegen ihres starken positiven Geotropismus und starken Wachstums (Fig. 11) erkennbar ist, ein Kranz von neun oder mehr Wurzeln sich bildet und an der Basis jedes Laubblattes statt einer, wie bei Hydrocharis, deren drei bis vier. Eine Reduktion der Zahl der Wurzeln einer Ausläuferpflanze haben wir bei einem Versuch beobachtet, wo die linke Achselknospe des zweiten Niederblattes zur Entwicklung kam, nachdem wir den Vegetationskegel und alle anderen Knospen abgeschnitten haben (Fig. 10). Der zuerst entwickelte Ausläufer dieser Knospe hat nur eine einzige Wurzel (Fig. 11 *w*) gebildet und zwar diejenige, die sich unter der mittleren Sproßgeneration in der Achsel des zweiten Niederblattes entwickelt und dieses durchbrochen hat. Diese Reduktion der Wurzelzahl stellt eine Entwicklungshemmung dar, die allem Anschein nach der schlechten Ernährung zuzuschreiben ist.

Wie wir schon angedeutet haben, zeigen nicht alle Wurzeln von Limnobium dieselben Eigenschaften. Zunächst sind sie nicht alle gleich stark. Von den vier Wurzeln z. B., die an der Basis eines Laubblattes sich bilden, entwickelt sich stets die zu unterst liegende am kräftigsten und zeigt gleich nach dem Austritt aus dem Gewebe einen starken positiven Geotropismus, während die anderen nach allen Richtungen streben. Der Hydrotropismus ist allen Wurzeln gemeinsam. Außerdem zeigt die erstere ein rascheres Wachstum und kann eine Länge von 0,55—0,60 m erreichen, während die letzteren nur 0,08—0,10 m lang werden.

Nachstehende Tabelle zeigt das Wachstum beider Wurzeln während 31 Tagen.

	21. VI.	27. VI.	5. VII.	22. VII.	
Mittlere Wurzel	0,018	0,175	0,46	0,56	Wasser und Dunkel
Seitliche Wurzel	0,043	0,044	0,08	0,08	

Dasselbe Resultat erzielten wir in verschiedenen Medien.

Anatomisch zeigen die Wurzeln keine wesentlichen Unterschiede. Bei den kräftigen sind die Lufträume viel größer, während bei den anderen die tagentialzentripetal an der äußeren Schicht der inneren Rinde auftretenden Teilungen teilweise unterbleiben, so daß sie nur aus zwei bis drei Zellreihen besteht. In dem axialen Zylinder findet eine Reduktion der Zahl der Gefäßteile bis auf drei statt, ferner zeigen die letzteren kurz nach dem Austritt aus dem Gewebe eine reichere Verzweigung.

Über Limnobium bemerkt Richard, daß er die Pflanze rein diözisch gefunden habe. Er hat aber Herbarmaterial von Bose untersucht und schreibt zugleich, nach den ihm von Bose gemachten Mitteilungen scheine es, daß dieser letztere die Pflanze als monözisch betrachtet habe. Chatin hält die Pflanze ebenfalls für diözisch mit Berufung auf Richard und bemerkt, daß die von ihm untersuchte Pflanze rein weiblich war.

Die Pflanze, die wir untersucht haben, stammt aus Nordamerika. Anfänglich hielten wir die Pflanze auch für diözisch, da wir wirklich neben rein weiblichen Exemplaren auch solche mit nur männlichen Infloreszenzen gefunden haben, während aber z. B. die Mutterpflanze nur männliche Blüten bildete, fanden wir bei einer von einem Ausläufer entwickelten Tochterpflanze nur weibliche Blüten, bis wir plötzlich auf eine rein monözische Pflanze stießen (Fig. 12). Diese Beobachtungen und die von den oben erwähnten Autoren gemachten Angaben haben mich veranlaßt, die Blütenverhältnisse näher zu untersuchen.

Wie bei der Beschreibung der Sproßverhältnisse oben gesagt wurde, entwickelt sich in der Achsel jedes zweiten Blattes von dem ersten Niederblatte ausgehend, drei Achselknospen. Die rechte, seltener die linke, ist diejenige, welche sich zur Infloreszenz entwickelt. Die erste Pflanze, welche wir untersucht haben, hat von den drei Achselknospen des zweiten Niederblattes die rechte als weiblichen Blütenstand gebildet, die rechte Knospe einer Sprossengruppe höherer Ordnung dagegen einen unentwickelten männlichen Blütenstand. Die zweite Pflanze lieferte dasselbe Resultat. Die drei ersteren Achselknospen der dritten Pflanze waren unentwickelt, die rechte war männlich. Von den drei Achselknospen des zweiten Laubblattes gelangten der mittlere vegetative Sproß und der linke zu keiner Entwicklung, wohl aber der rechte, der sich zu einem weiblichen Blütenstand entwickelte. Bei den drei nachkommenden fanden wir den rechten wieder zu einer weiblichen Infloreszenz entwickelt.

Die übrigen untersuchten Pflanzen hatten meist die ersten Blütenstände weiblich, die höherer Ordnung männlich. Andere

Pflanzen wieder waren entweder rein männlich oder rein weiblich (Fig. 13).

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß wir es mit einer rein monöcischen Pflanze zu tun haben. Das Vorkommen von rein männlichen oder weiblichen Exemplaren beruht darauf, daß die zum anderen Geschlecht bestimmten Achselknospen sich noch nicht entwickelt haben. So lassen sich die verschiedenen Angaben erklären. Hier ist zu erwähnen, daß von 20 untersuchten Pflanzen bei 19 die rechts von dem vegetativen Sproß liegende Knospe sich zum Blütenstand entwickelt und nur eine Pflanze das Gegenteil gezeigt hat.

Rohrbach[1]) hat bei Hydrocharis nie eine Infloreszenzknospe in der Achsel der Niederblätter beobachtet, während bei Limnobium, wie wir schon erwähnt haben, fast immer seitlich der neuen Generation in der Achsel des zweiten Niederblattes eine Infloreazenzknospe angelegt wird. Sie kommt nicht immer zur Entwicklung, läßt sich aber von dem gegenüber liegenden Laubsproß als solche unterscheiden.

Der männliche Blütenstand ist ein cymöser Doppelwickel (Fig. 14). Die mittlere Blüte ist die älteste, ihr seitlich entstehen je sechs jüngere, so daß die zwei äußersten die jüngsten sind. In der schematischen Darstellung (Fig. 14 *II*) zeigen die Buchstaben B_1, B_2, B_3 ... die Reihenfolge der einzelnen Blüten an. Der ganze Blütenstand ist in eine Spatha eingeschlossen, die aus zwei Hüllblättern besteht, zwischen den einzelnen Blüten sind zahlreiche Intervaginalschuppen vorhanden.

Die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Blüten weicht nicht von der der Hydrocharisblüten ab. Wie bei dieser sind die Glieder aller Kreise in einer $^1/_3$-Divergenz angeordnet (Fig. 15). Zuerst entstehen die drei Kelchblätter, dann alternierend die drei Kronenblätter und unter dem zuerst entstandenen Kelchblatt das erste Staubblatt usw. Die Staubblätter bilden fünf Kreise von je drei Gliedern. Der fünfte Kreis besteht nicht immer aus drei und zwar fertilen Gliedern; bald fehlen zwei, bald eins, manchmal sind alle drei steril, manchmal zwei oder eins. Bei Hydrocharis sind nur vier Staubblattkreise vorhanden, deren letzter steril ist.

Im weiblichen Blütenstand kommt eine Reduktion der Zahl der einzelnen Blüten bis zwei vor. Die Spatha vertreten hier zwei kleine Vorblätter, in deren Achsel die einzelnen Blüten entstehen.

Die weibliche Blüte besteht aus drei Kelchblättern, drei etwas längeren Kronenblättern und damit alternierend 3×2 Staminodien,

1) pag. 79.

das Gynäceum aus sechs Fruchtblättern, die oben in je zwei gespaltene, papillöse, weiße Narben auslaufen. Der Fruchtknoten ist einfächerig und vollständig mit Schleim gefüllt. Die sechs Plazenten reichen fast bis in die Mitte des Fruchtknotens.

Die Blüten treten über den Wasserspiegel heraus durch starkes Anwachsen des Blütenstieles. Während die männliche Blüte, nachdem sie ihre Funktion vollzogen hat, zugrunde geht, krümmt sich die weibliche Blüte nach einem Aufenthalt von mehreren Tagen an der Luft nach unten. Es fragt sich nun zunächst, ob diese Krümmung eine Folge der Befruchtung ist. Zu diesem Zweck haben wir von verschiedenen Blüten, bevor sie sich geöffnet haben, den oberen Teil abgeschnitten, so daß eine Bestäubung ausgeschlossen war. Nach einigen Tagen trat wieder die Krümmung ein. Einen weiteren Versuch stellten wir an, indem wir eine Pflanze mit einer jungen weiblichen Blüte am Boden eines verhältnismäßig tiefen, mit Wasser gefüllten Gefäßes befestigten. Die junge Blüte zeigte zunächst das Bestreben, die Wasseroberfläche zu erreichen, und nachdem ihr dies nicht gelang, krümmte sie sich nach unten (Fig. 16). Abgesehen von der Unabhängigkeit der Krümmung von der Befruchtung zeigte der Versuch, daß ein Hydrotropismus, der diese Krümmung verursachen konnte, ausgeschlossen ist.

Schließlich haben wir eine Pflanze mit einer weiblichen Blüte, deren Stiel schon im Begriff war, sich zu krümmen, umgestürzt, wie Fig. 17 *II* zeigt. Anstatt, daß nun die schon angefangene Krümmung nach dem Topf zu sich fortsetzte, richtete sich der Fruchtknoten im Verlauf von einigen Tagen nach unten. Diesen Geotropismus zeigt jedoch der Fruchtknoten nicht im älteren Zustand, wenn die Samenreifung sich schon vollzogen hat. Die Fig. 17 *I* stellt eine Pflanze mit einem in diesem Stadium befindlichen Fruchtknoten dar. Dieser hat die zuerst angenommene Krümmung beibehalten.

Die Samenanlagen sitzen, wie bei Hydrocharis, auf den Plazenten und teilweise auf den Fruchtwänden atrop und zeichnen sich dadurch aus, daß sie an beiden Enden verlängert sind, besonders der Funiculus, der eine Länge von ungefähr der Hälfte der jungen Samenanlage einnimmt. Der Embryosack wie die Embryobildung bietet keine besonderen Abweichungen dar. Zu erwähnen ist nur, daß die Antipoden von einer Protoplasmamasse umgeben sind und auf einer basalen Verschmälerung des Embryosackes sitzen.

Die reifen Samen weisen eine eigentümliche Struktur der Samenschale auf; sie besitzen nämlich eigentümliche kleine Auswüchse, deren Entwicklung wir in folgendem klar legen wollen. Sie sind im Verhältnis

zu der Samengröße lang und bestehen meistens aus zwei Zellen; nicht selten kommen jedoch auch solche mit einer oder drei Zellen vor. Die Gestalt dieser Zellen zeigt die Fig. 19. Die Zellwände besitzen ringförmige Verdickungen, die von einem zwischen beiden Zellen befindlichen dicken Stiel ausgehen. Es können drei nacheinander parallel liegende Zellen einen Auswuchs bilden, oder drei aneinander anstoßende, der dann, wie die Fig. 19 *II* zeigt, einen verschiedenen Querschnitt besitzt.

Diese Gebilde verdanken ihren Ursprung dem äußeren Integument und besonders dessen äußerer Zellschicht. Die länglich gestalteten Zellen dieser Schicht werden schon im Jugendzustand größer als die der inneren Schicht (Fig. 20 *I*), indem die Zellwände eigentümliche, zahnförmige, konische Verdickungen zu bekommen anfangen; tatsächlich aber sind die Zellen ringförmig, nach innen stark, nach außen sehr schwach verdickt, so daß sie bei Längsschnitt ein kammförmiges Gebilde darstellen, dessen Zahnspitzen sich nach außen richten, wie die Fig. 19 *k* zeigt. In folgenden Stadien treibt die in der Mitte zwischen zwei Zellen befindliche Wand stark nach außen, so daß die Außenwände der beiden Zellen mitwachsen und schließlich werden sie auch ringförmig verdickt (*b*, *c*). Das ganze bildet ein Gerüst, das die Zellen vor jedem Druck, entweder von innen nach außen, wenn die Samen im Wasser liegen, oder von außen nach innen bei trockenem Zustande, schützt.

Die innere Zellschicht dieses Integuments zeigt keine weitere Entwicklung und fungiert in reifem Zustande wahrscheinlich als Bindegewebe zwischen der Epidermis und der harten Schale. In fertigem Stadium ist diese Schicht kaum zu sehen, wenn man die Entwicklung nicht von Anfang an verfolgt.

Die harte Schale bildet sich hauptsächlich von dem inneren Integument und besteht wie dieses aus zwei Zellschichten. Schon frühzeitig tritt eine gewisse Verdickung der äußeren und inneren Zellwände des inneren Integuments ein, während die Zwischenwände der zwei Zellschichten unverdickt bleiben. Diese Verdickung gehört wahrscheinlich der Mittellamelle zu. Nach ihnen zeigen diese Zellwände eine eigentümliche Beschaffenheit. Es sitzt nämlich darauf eine gallertartige, dünne Schicht, die aus zahlreichen kleinen Partikelchen besteht. Dieselbe Beschaffenheit zeigen auch die verdickten Wände der Auswüchse. Wenn diese Schicht mit Wasser in Berührung kommt, quillt sie stark auf und infolgedessen tritt eine große Spannung der Samenschale ein, die wahrscheinlich beim Öffnen der Schale eine große Rolle spielt. Behandelt man einen Querschnitt der Schale mit Wasser, so sieht man,

wie die innere Schicht *a* (Fig. 20 *II*) sich nach innen krümmt. Das ist dem Vorhandensein der gallertartigen Schicht *d* zuzuschreiben, die durch das Aufquellen einen Druck nach innen ausübt.

Die Keimung von Limnobium hat das Vorhandensein von Wasser zur Voraussetzung, auf dessen Grunde sie stattfindet. Wie wir schon gesehen haben, wird die Samenschale durch die Berührung mit Wasser gespannt, so daß der Druck des Embryowachstums genügt, daß sie der Länge nach mit dem Reißpunkt am Mikropylenende aufspringt. Durch Streckung des Kotyledons gelingt es dem Keimling, mit der Wurzel herauszukommen[1]). Nachdem der Keimling von der Samenschale befreit ist, steigt er rasch an die Wasseroberfläche auf, indem er den Kotyledon und die Stammknospe auf den Wasserspiegel streckt und die Hauptwurzelanlage nach unten richtet. Dieses Aufsteigen des Keimlings gelingt durch die in den Interzellularräumen des Kotyledons vorhandene Luft. Wir haben beobachtet, daß die nach oben gerichtete Seite des Kotyledons keinen festen Zellenzusammenhang hat, sondern aus einem lockeren Gewebe besteht, in dem kleine, mit Luft gefüllte Interzellularräume vorhanden sind. Infolgedessen muß der Keimling die oben erwähnte Stellung einnehmen, in der er verbleibt, bis er das zweite Blatt treibt (Fig. 21). Der Kotyledon dreht sich dann langsam nach unten und die zwei Blätter strecken sich nun auf der Wasseroberfläche. Diese Krümmung des Kotyledons, die wahrscheinlich die Folge des Wachstums und Heraustreibens des zweiten Blattes ist, bewirkt eine Verschiebung der Wurzelachse und die senkrechte Richtung nimmt jetzt die erste Adventivwurzel an, die ihre Entstehung unter der zweiten Blattanlage hat. Sie zeigt ein starkes Wachstum, während die Hauptwurzel zugrunde geht. Ein Vegetationskegel ist nicht erkennbar, wohl aber die Anlagen des zweiten und dritten Blattes, nachdem das erste Blatt herausgewachsen ist. Zugleich mit der zweiten Blattanlage wird auch die erste Adventivwurzel angelegt. An der Seite des dritten Blattes wächst auch die dritte Wurzel, d. h. die zweite Adventivwurzel heraus. In dem weiteren Entwicklungsstadium der Pflanze hört dieses Gesetz bezüglich der Zahl der Wurzeln auf, da jedem Blatt nicht nur eine, wie dies bei Hydrocharis auch weiter zutrifft, sondern eine Gruppe von drei bis vier Wurzeln entspringt, die aus einer in der Mitte unten liegenden und zwei bis drei seitlichen besteht, wie wir dies bei der Wurzelbeschreibung schon erwähnt haben.

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, pag. 269.

Im Jugendzustande schwimmt also die Pflanze eine Zeitlang, was für die Verbreitung von großem Vorteil ist, bis die Wurzeln den Boden erreichen. Befindet sich die Pflanze in seichtem Wasser, daß die Wurzeln in den Boden eindringen können, so befestigt sie sich und kommt zur vollen Entwicklung.

Die ersten Keimblätter sind, wie die späteren, herzförmig, jedoch viel kleiner und mit sehr kurzem Stiel versehen.

Blyxa[1]).

Richard hat über Blyxa Roxburghii und B. Auberti geschrieben[1]): Blyxa ist eine submerse einjährige Pflanze und bildet eine Rosette mit zahlreichen bandförmigen Blättern, die in $^2/_5$-Divergenz angeordnet sind an einem kleinen ovalen Stamm. Sie sitzt auf dem Wassergrunde fest, durch ein Büschel von zahlreichen dünnen Adventivwurzeln sich haltend; der Vegetationspunkt liegt in einer Vertiefung der Stammspitze. Die Blätter sind lang und schmal, in der Gestalt an die Spreite von Gramineenblättern erinnernd, spitzig, an der Basis etwa dreikantig und am Rand mit Floßzähnen versehen (Fig. 22). Die ersten Blätter besitzen nicht nur am Rande, sondern auch auf der Unterseite am Mittelnerv solche Floßzähne. Letztere sind einzellige, kleine, spitzige Gebilde, am oberen Teil etwas verdickt.

Ursprünglich bestehen die Blätter aus drei Zellagen, deren äußere ungeteilt bleiben. Durch tangentiale Teilungen der inneren, parenchymatischen Schicht entstehen die späteren Stadien mit mehreren Zellschichten. Große Luftkanäle sind vorhanden, die durch Diaphragmen in einzelne Lufträume geteilt werden, welche letztere wieder durch die in den Diaphragmen vorhandenen Interzellularkanäle miteinander in Verbindung stehen. Die Diaphragmen zeigen sehr oft eine eigentümliche Beschaffenheit. In der Mitte liegen nämlich langgestreckte Zellen, die eine gefäßähnliche Zellengruppe bilden. Dieses Bündel besteht aus fünf oder sechs Zellen, deren Wände verdickt sind. Eine Zelle davon, die obere, ist viel größer als die übrigen. Die Fig. 23 *I* zeigt einen Längsschnitt eines solchen Bündels. Der Schnitt wurde parallel der Blattfläche ausgeführt, während wir, um einen Querschnitt des Bündels zu bekommen, den Schnitt der Länge nach und senkrecht zur Blattfläche ausführten

---

1) Untersucht wurde teils von Prof. Goebel 1885 in Ceylon gesammeltes Alkoholmaterial, teils frisches, welches aus Samen auskeimte, den Herr Direktor Willis aus Peradeniya zu senden die Güte hatte.

2) Mem. Inst. Fr. 1811. Mit dieser Gattung hat sich auch v. Maximowicz beschäftigt, ebenso Clarke in: The Journ. of the Linn. Soc. 1873, Vol. XIV.

(Fig. 23 *II*). Die Zellen besitzen außer der Wandverdickung Protoplasmainhalt und bilden lange Röhren, die sich direkt an die der Länge nach laufenden Leitbündel schließen. Querwände sind vorhanden; die Zellkerne besitzen längliche Gestalt. Wahrscheinlich haben die verdickten Wände den mechanischen Zweck der Aussteifung des zarten Blattes. In der Fig. 24 *I* eines Querschnittes von einem jungen Blatte, wo ein Diaphragma getroffen ist, sieht man wie diese und die Diaphragmazellen aus dem Mesophyll entstehen.

Das Blatt durchlaufen der Länge nach ein mittlerer und je drei seitliche Nerven. An Querschnitten von jungen Blättern kann man sehr gut verfolgen, wie sie aus einer Zellreihe des Mesophylls entstehen. Es tritt zuerst eine Teilung der Mutterzelle in drei Tochterzellen durch zwei perikline Wände ein, deren mittlere wieder sich in drei oder vier Tochterzellen durch Querwände teilt. Die Fig. 25 *I*, *II* zeigt diesen Vorgang. Durch weitere Teilungen der mittleren Zelle entsteht das Leitbündel, in dem keine Gefäße mit irgendwelchen Wandverdickungen vorhanden sind. Darin liegt ein Interzellularraum, der gegen die Oberseite des Blattes befindlich, von radial liegenden Zellen umgeben ist. Am Blattrande ist eine Gruppe von vier bis fünf nebeneinander liegenden Sklerenchymfasern (Fig. 24 *II*).

Im Jugendzustand ist ein Randwachstum bemerkbar und wahrscheinlich sind es die äußersten Zellen am Rande, die im Jugendzustande Schleim absondern, der zum Schutze dient.

Die Blätter sind so dicht nebeneinander am Stamme angeordnet, daß man kaum von Internodien sprechen kann.

Der Seitensproß scheint bei der Blyxa von derselben Wertigkeit wie die Stammspitze zu sein, wie es bei der Vallisneria der Fall ist[1]).

Die Wurzel von Blyxa erinnert uns an diejenige von Vallisneria. Sie ist ebenso einfach gebaut wie die von den meisten Wasserpflanzen, die untergetaucht leben, wodurch die Wasserleitungsbahnen überflüssig werden, da die Wasserzufuhr nicht mehr von den Wurzeln, sondern direkt von den Blättern besorgt wird.

Die Vereinfachung der Wurzel ist bei Blyxa derart, daß im zentralen Zylinder außer dem axialen Gang, der, wie Fig. 26, 27 zeigt, aus einer Zellreihe entstanden ist, durch Auflösung der Querwände, nur eine Reihe von radial liegenden Zellen vorhanden ist. In einigen dieser

---

1) Darüber haben Rohrbach, Warming und Müller geschrieben und alle sind derselben Meinung. Gewöhnlich bilden sich nur zwei Seitensprosse, und die Frage, ob sie durch Teilung des Vegetationspunktes entstehen, ist natürlich nicht leicht zu beantworten.

Zellen sind wohl perikline Wände zu sehen, wie bei Vallisneria; wir wollen sie aber nicht als Siebröhren, sondern als wahrscheinliche Andeutungen derselben betrachten.

Der axiale Gang zeigt eine Differenzierung von dem von Vallisneria. Bei dieser ist er einfach ohne Wandverdickungen gebaut, während bei Blyxa zwar sehr zarte, aber sehr deutliche spiralnetzförmige Verdickungen vorhanden sind. Entwicklungsgeschichtlich entsteht dieser Gang aus der Zellreihe *g* Fig. 26 durch Resorption der Querwände, während der ganze zentrale Strang aus der Zelle *a* seinen Ursprung hat. Die Wandverdickungen treten wahrscheinlich später ein.

J. Müller gibt zwei Abbildungen von Vallisneriawurzeln, wo dieser Gang durch drei Wände geteilt ist. Bei mehreren Präparaten, die wir von verschiedenen Wurzeln von Vallisneria spiralig gemacht haben, lassen sich diese Wände nirgends nachweisen. Stets ist der charakteristische Zentralkanal vorhanden und radial davon die dünnwandigen Zellen.

Van Tieghem[1]) betrachtet den axialen Gang als homolog dem Gefäß- und Siebteil der höher differenzierten Wurzeln und die umgebenden Zellen als Pericambium. Ferner meint er, der ganze Wurzelstrang sei eine Hemmungsbildung.

H. Schenck[2]) hat zuerst die Tagentialwände beobachtet und vertritt die Ansicht, daß diese Vereinfachung keine Hemmungsbildung darstellt, sondern durch Wegfall von Elementen bedingt ist. Auch meint er, die periklinen Wände teilen die drei Zellen in je eine Siebröhre und eine Geleitzelle. Siebplatten konnte er jedoch nicht mit Sicherheit nachweisen. Darnach betrachtet er den Wurzelstrang als triarch gebaut und die zwischen den geteilt liegenden je zwei Zellen als den letzten Rest von Pericambium.

Die Wurzel von Blyxa zeigt außer der Differenzierung des axialen Ganges noch eine solche bezüglich der Zahl der diesen Gang umgebenden dünnwandigen Zellen. Bei Vallisneria sind deren neun, bei Blyxa dagegen über 15 vorhanden, wovon fünf durch perikline Wände in je zwei Zellen geteilt sind. Die eine von diesen, stets die nach außen liegende, die sich direkt an die Endodermis anschließt, ist bedeutend größer und läßt sich auf den ersten Blick durch ihre Größe und ihr Lichtbrechungsvermögen von den anderen Zellen unterscheiden. Betrachtet man sie als Siebröhre, so ist der Wurzelstrang pentarch gebaut und die Wurzel nimmt

---

1) II, pag. 172.
2) pag. 62.

in der Phylogenie des Stranges die nächste Stufe nach der von Vallisneria ein und stellt einen Übergang zu den höher differenzierten Wurzeln von Wasserpflanzen dar.

Die Blüte von Blyxa ist zwitterig, epigyn und typisch dreizählig (K_3, P_3, A_3, C_3, Fig. 28). Sie ist im Jugendzustand in eine Spatha eingeschlossen, die nach oben in zwei Spitzen ausläuft, welche nach innen gekrümmt sind, so daß die eine dicht unter der anderen liegt. Diese Spitzen bilden so eine feste Umhüllung, welche der jungen Blüte zum Schutze dient.

Ursprünglich entsteht die Spatha aus zwei Vorblättern. Anatomisch läßt sich eine äußere, aus großen, und eine innere, aus kleineren Zellen bestehende Epidermis unterscheiden. Die dem Blatt entsprechende innere Schicht, das Mesophyll, beschränkt sich hauptsächlich auf die Stellen wo die Nerven durchlaufen; sonst ist es durch einzelne Sklerenchymfasern vertreten, die in gleichmäßiger Entfernung voneinander liegen und mit den oberhalb der Nerven liegenden Sklerenchymfasern zum Aufrechterhalten der Spatha dienen.

Außer den zwei am Rande liegenden großen Nerven sind noch vier kleinere, seitliche vorhanden. Die Gefäße weisen keine Wandverdickungen auf.

Die Kelchblätter sind länglich und schmal. Die Kronenblätter sind länger als die Kelchblätter und verdienen wegen ihres stark papillösen Aufbaues besondere Erwähnung. Sie sind ebenso schmal und spitzig und in geschlossener Blüte quer gefaltet. Auf der nach innen gekehrten Seite weisen sie drei Furchen auf, eine mittlere und zwei seitliche, wo die Papillen größer und etwas nach unten gekrümmt sind.

Drei Staubblätter bilden das Andraeceum und damit alternierend liegen drei kleine Narben. Der Fruchtknoten ist einfächerig, läßt jedoch die drei kleinen, in zwei gespaltenen Plazenten unterscheiden. Außerdem ist er mit Schleim gefüllt, den die inneren Zellen des Fruchtknotens bilden.

Das Emporsteigen aus dem Wasser geschieht durch Verlängerung des Blütenteiles, der sich zwischen Fruchtknoten und oberer Blüte befindet, während die Spatha mit dem in ihr eingeschlossenen Fruchtknoten untergetaucht bleibt und durch einen kurzen Stiel am Stamm sitzt. Nach der Befruchtung zeigt der Blütenstiel keinen nachträglichen Tropismus wie der von Limnobium.

Eine eingehende Untersuchung verdient die Befruchtung, da wir wegen des ungenügenden Materials nicht feststellen konnten, um was für eine Art der Befruchtung es sich handelt.

Kurz nach der Reife der Samen werden diese durch Abfaulen des Fruchtknotens frei wie bei Ottelia.

Die Samenanlagen sitzen anatrop in den Fruchtknoten auf einem kurzen Funiculus. Die zwei Integumente bestehen je aus zwei Zellagen. Die Schalenstruktur der Samen zeigt äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der von Limnobiumsamen. Sie besitzt nämlich Auswüchse derselben Gestalt, weist jedoch den Unterschied auf, daß, während bei Limnobium der sog. Stiel der Auswüchse eine Verdickung der Zwischenwand ist, dieser bei Blyxa aus drei oder mehreren langgestreckten nebeneinander liegenden Zellen mit stark verdickten Wänden besteht und die Außenschicht nicht nur aus zwei oder drei verlängerten Zellen, sondern aus mehreren aufeinander liegenden. Diese äußeren Zellen besitzen auch zarte, ringförmige Verdickungen. Die übrigen Zellagen wandeln sich in hart- und dickwandige Zellen um, die am Rande mit Zähnen versehen und stark lichtbrechend sind (Fig. 29).

Die Samen laufen in zwei große Fortsätze aus, die eine Länge von ca. 6 mm erreichen können, während die seitlichen Auswüchse kaum ¾ mm groß sind. Die reifen Samen sind kaum 2 mm lang, abgesehen natürlich von den großen Fortsätzen.

Über die biologische Bedeutung dieser Auswüchse scheint mir die Erklärung, nach der die Samen beim Austrocknen der Gewässer für die Verbreitung durch Landtiere eingerichtet seien, unwahrscheinlich.

Bei Blyxa ceylanica besitzen die Samen keine Auswüchse; diese bleiben unentwickelt als kleine Höckerchen.

Die Keimung von Blyxa findet wie die von Limnobium am Wassergrunde statt, indem die Samen zu Boden fallen und wegen des langen Aufenthalts im Wasser von Schlamm zugedeckt werden. Der Keimling kommt mit der Wurzelspitze heraus. Der Kotyledon wächst der Länge nach stark an, bis er eine ansehnliche Größe erreicht hat. Ein entsprechendes Wachstum zeigt das hypokotyle Glied, welches unter der Hauptwurzelanlage anschwillt und hier zahlreiche Haare bildet, welche die Bodenbefestigung des Keimlings bedingen, bis diese von den Adventivwurzeln übernommen wird. Die spitzige Gestalt des Kotyledons und das starke Wachstum ermöglichen das Heraustreten der jungen Stammknospe aus dem schlammigen Boden, ohne daß eine Verletzung der Plumula eintritt. Meistens bleibt die Samenschale im Boden stecken, doch kommt es ziemlich oft vor, daß der Kotyledon sie mit sich zieht. Die Hauptwurzel geht frühzeitig zugrunde, während die erste Adventivwurzel an der Basis des Stämmchens und an der Seite des Kotyledons heraustritt und sich sogleich abwärts krümmt (Fig. 30).

Dem Kotyledon gegenüber scheint das erste Blatt und erreicht eine Länge von ca. 5—6 mm, bis das zweite zum Vorschein kommt. Anatomisch zeigen die ersten Keimblätter keinen wesentlichen habituellen Unterschied von den höher entwickelten Blättern; sie besitzen jedoch nur an der Blattbasis Floßzähne und auch am Rande der Sklerenchymfasern, wie sie hoch entwickelte Blätter aufweisen.

Ottelia alismoides[1]).

Die Pflanze zeichnet sich aus durch ihre gestielten, mit großer Spreite versehenen, untergetauchten Blätter, welche herzförmig sind und eine Blattspreite von ca. 20 cm Durchmesser besitzen. Die Primärblätter der Pflanze sind bandförmig und gehen durch Übergangsformen in höher entwickelte, herzförmige Blätter mit langem Stiel über. Die Fig. 31 zeigt die Übergangsformen, die sich nicht in der Weise vollziehen, wie dies in der „Natürl. Pflanzenfam.“[2]) dargestellt ist. Sie entstehen nämlich durch allmähliche Erweiterung des Blattes, bis sie schließlich eine herzförmige Blattspreite bekommen. Obwohl auch die hochentwickelten herzförmigen Blätter untergetaucht bleiben, gelangen sie doch nahe bis zur Wasseroberfläche und die Blattspreite nimmt eine horizontale Stellung ein.

Das Blatt besteht aus drei Zellschichten. Die zwei äußeren sind chlorophyllreich; das Mesophyll, in dem die Leitbündel angelegt sind, besteht nur aus einer Zellage und ist mit großen Lufträumen versehen. Spaltöffnungen sind nicht vorhanden, wohl aber zahlreiche Wasserspalten auf der Oberseite, besonders an der Blattspitze und am Blattrande oberhalb der Nervenenden. Der Blattrand weist viele Vertiefungen auf, die dem bloßen Auge nicht sichtbar sind.

Zu beiden Seiten des Mittelnervs durchlaufen je fünf große Nerven das ganze Blatt und zwischen diese laufen wieder zahlreiche kleinere, die alle durch Anastomosen miteinander in Verbindung stehen.

Floßzähne sind nur am Rande des dreikantigen Blattstieles vorhanden.

Bezüglich der Blattstellung am Vegetationspunkt haben wir stets eine $^2/_5$-Divergenz, wie die Fig. 32 zeigt. In späteren Stadien aber, bei der Entwicklung der Achselknospen, sind diese in sechs Orthostichen angeordnet, obwohl die neu am Vegetationspunkt entstehenden Blätter

---

1) Alkoholmaterial aus dem botanischen Garten in Kalkutta und lebende Pflanzen aus dem botanischen Garten in Rostock durch Herrn Baum daselbst gesandt.

2) II. Teil, I. Abt., pag. 256.

die ursprüngliche Stellung behalten, so daß einerseits die sterilen, andererseits die fertilen Blätter zwei Spirallinien bilden. In der Fig. 33 entstehen die Blätter an den fünf Stellen *a*, *b*, *c*, *d*, *e* am Vegetationspunkt. Das 19. und zugleich jüngste Blatt ist fertil, das nachkommende fertile Blatt wird in der Stelle *a* entstehen, das folgende in *b*. Dieselbe Entstehungsart zeigen auch die sterilen Blätter, d. h. das nächste sterile Blatt wird sich in *c* bilden. Die spätere Anordnung der Achselknospen in sechs Orthostichen ist wahrscheinlich Verschiebungen zuzuschreiben.

In zwei Spirallinien sind auch die Blätter von Stratiotes aloides angeordnet und zwar so dicht nebeneinander, daß erst das 17. Blatt auf das erste fällt, welche Anordnung Paul Schenke merkwürdigerweise als $^1/_3$-Divergenz angesehen hat. Die Knospen sind bei Stratiotes in der Achsel der Blätter 1, 7, 13, 19 . . . ., bei Ottelia dagegen, wie schon erwähnt, in der Achsel der Blätter 1, 3, 5, 7 . . . ., so daß bei ersterer die Achselknospen in acht Orthostichen stehen.

Die Wurzel von Ottelia erreicht eine höhere Entwicklung als die von Blyxa und besonders ist dies beim Wurzelstrang der Fall. Dieser steht auf derselben Entwicklungsstufe wie der von Elodea. Er ist pentarch gebaut, indem sich fünf große Siebröhren unterscheiden lassen, die nicht direkt an die Endodermis stoßen wie bei Blyxa, sondern durch das hier geschlossene, ringförmige Perikambium getrennt sind (Fig. 35 *A*). Außer dem mit spiral-netzförmigen Verdickungen versehenen axialen, großen Gang, der manchmal in zwei geteilt ist (Fig. 35 *B i*), sind wohl einzelne Gefäße zwischen je zwei Siebröhren zu sehen, doch konnten wir bei ihnen keine Wandverdickungen nachweisen. Bei Elodea hat van Tieghem solche gesehen. Das mittlere umgibt eine Reihe von parenchymatischen dünnwandigen Zellen, die es von den peripherisch liegenden trennt. Die parenchymatischen Zellen, die auch zwischen Gefäßteil und Siebteil vorhanden sind, hat van Tieghem als Verbindungsgewebe bezeichnet.

Die Außenwände der Epidermiszellen sind etwas kutinisiert. Die Haarbildung unterbleibt vollständig wie bei Blyxa.

Das Rindparenchym zeigt bei beiden Wurzeln keine besondere Abweichungen von dem allgemeinen Typus der submersen Gewächse.

Die Blüte von Ottelia ist zwitterig und sitzt auf einem langen Stiel. Der obere Teil derselben tritt über den Wasserspiegel heraus. Im Jugendzustande ist sie in eine Spatha eingeschlossen, die als Schutzorgan für die junge Blüte dient. Wie wir in der Entwicklungsgeschichte sehen werden, ist diese Spatha aus zwei Vorblättern entstanden, die im späteren Zustande nur an der Spitze getrennt bleiben. Sie besitzt

2*

eigentümliche, flügelartige Gebilde, deren Zahl zwischen vier und acht variiert. Wie an den Blättern sind auch am Rande dieser Gebilde zahlreiche Wasserspalten vorhanden.

Eine zweite Umhüllung, die das Eindringen von Wasser in die innere Blüte im jungen Zustande vollständig verhindert, bilden die drei Kelchblätter. Sie sind gekrümmt und bestehen am Rande nur aus einer Zellschicht, deren Zellen in haarähnliche Gebilde auslaufen. Diese Haare gehen zugrunde, wenn die Blüte sich geöffnet hat. Allem Anschein nach sind diese Haare Schleimzellen, die wegen ihrer lockeren Beschaffenheit den festen Zusammenhalt der gekrümmten Kelchblätter bezwecken und außerdem durch ihren Schleim das Heraustreten der Blüte aus der Spatha erleichtern dürften. Die Unregelmäßigkeit und Vielzelligkeit derselben lassen jedoch schwerlich den Schluß zu, daß sie den bei vegetativen Organen vorhandenen Floßzähnen entsprechen. Jedes Kelchblatt besteht aus vier Zellschichten. Die Zellen der äußeren Epidermis zeigen kutinisierte Außenwände. Spaltöffnungen sind auf dieser Seite, besonders oberhalb der Nerven, reichlich vorhanden. Drei Hauptnerven durchlaufen das Blatt; die Gefäße zeigen Spinalverdickungen.

Die drei Blumenblätter sind weiß, groß, breit, von rundlicher Gestalt und in geschlossener Blüte schön gefaltet. Sie bestehen wie die vegetativen Blätter aus drei Zellschichten, wovon die Epidermis aus papillösen Zellen besteht. Im Mesophyll sind außer den Gefäßbündeln Interzellularräume vorhanden. An der Basis jedes Kronenblattes liegt nach innen eine große Nektardrüse.

Die Staubblätter bestehen je aus vier Pollensäcken und einem dreikantigen, verhältnismäßig kurzen Filament, dessen Eckzellen papillös sind. Im Jugendzustand sind die Antheren extrors. Sie stehen in zwei Kreisen, deren ersterer aus drei Paaren besteht. Die Glieder jedes Paares sind durch das Nektarium des Kronenblattes getrennt. Der zweite, innere Kreis setzt sich aus drei einzelnen Staubblättern zusammen. Im älteren Entwicklungsstadium sind die Kreise nicht mehr zu unterscheiden, indem die einzelnen Glieder scheinbar zu einem Kreis gehören. Wie die Kronenblätter, sind auch sie an der Basis mit Nektardrüsen ausgerüstet, die jedoch viel kleiner sind als die der ersteren.

Neun bis zehn Fruchtblätter, die oben in entsprechende Narben auslaufen, bilden den Fruchtknoten. Die Plazenten sind in zwei gespalten; sie reichen bis zur Mitte des Fruchtknotens, ohne daß es jedoch zu einer Verwachsung kommt. Der Innenraum ist vollständig mit Schleim gefüllt, welchen die innere Epidermis des Fruchtknotens mit Ausnahme der inneren Zellen der gespaltenen Plazenten, die ursprüng-

lich zur äußeren Epidermis des Fruchtblattes gehören, absondert. Bei den Samenanlagen und direkt unter der Mikropyle derselben befindet sich eine Gruppe von Schleimzellen, die ein traubenförmiges Gebilde darstellen und wahrscheinlich den Zweck haben, den Pollenschlauch in die Mikropyle zu leiten. Der Schleim färbt sich mit Sodakorallin schön rot. Die Färbung hält nach der Waschung mit Sodalösung an, verschwindet aber nach längerem Verweilen darin. Im Wasser löst er sich schwer.

Die Narben sind länger als die Staubblätter und bis zur Hälfte in zwei gespalten. Am Rande und innen sind sie stark papillös und stehen mit dem Innenraum des Fruchtknotens frei in Verbindung.

Die Samenanlagen sitzen mittels eines kurzen Funiculus in großer Anzahl anatrop auf den Plazenten und inneren Fruchtwänden. Die zwei Integumente bestehen je aus zwei Zellagen. Im Reifezustande besitzt die Samenschale dünne, lange Haare, die dem Samen eine weißliche Färbung geben und die charakteristischen Verdickungen besitzen, jedoch nicht der Quere wie bei Limnobium und Blyxa, sondern der Länge nach. Sie bekommen wahrscheinlich durch nachherige Drehung ein spiralförmiges Aussehen. Das Vorhandensein von Längs- und nicht Querverdickungen ist der Entstehung dieser Haare zuzuschreiben, indem hier nur die Außenwand der Epidermiszellen hinausgeschoben wird, ohne daß Innenwände wie bei Limnobium oder innere Zellen wie bei Blyxa daran teilnehmen.

Entwicklungsgeschichtlich bildet sich in der Achsel jedes fertilen Blattes ein Höckerchen und kurz darauf werden die zwei Blattanlagen, welche die spätere Spatha bilden, als längliche Ausschwellungen angelegt. Sie bleiben an der Basis verwachsen und umhüllen durch rasches Wachstum den Vegetationskegel, bevor die ersten Perigonblätter zum Vorschein kommen. Hierauf erfolgt ein Wachstum des Vegetationskegels der Länge nach, so daß die Bildung des Blütenstieles im Innern der Spatha sich schon vollzogen hat, während am Achselscheitel die drei äußeren Perigenblätter sich als längliche Auswüchse erkennen lassen, womit das Längswachstum des Scheitels aufhört. Die inneren Perigenblätter treten alternierend mit den ersteren hervor und dann werden unter jedem Kelchblatte gleichzeitig zwei weit auseinander liegende Höckerchen bemerkbar. Es erhebt sich nun die Frage, ob sie ursprünglich aus einem Blatte entstanden sind. Das weite Auseinanderliegen derselben und das Auftreten der Staubblätter des nächsten Kreises direkt zwischen jedem Paare sprechen jedoch stark dagegen. Mit dem Auftreten des ersten Staubblattkreises beginnt durch rasches peri-

pherisches Wachstum die Vertiefung des Fruchtknotens, während der zweite Staubblattkreis angelegt wird. Dieser besteht aus drei Staubblättern, wovon jedes als Höckerchen zwischen den zwei Staubblättern jedes Paares des ersten Kreises auftritt, so daß sie schließlich scheinbar zu demselben Kreise gehören. Manchmal kommt es vor, daß statt eines einzelnen Staubblattes dieses Kreises zwei auftreten, so daß auch die Zahl der Fruchtblätter wächst, die alternierend mit den Staubblättern als U-förmige Gebilde hervortreten. Die Fig. 36 zeigt drei Entwicklungsstadien der Blüte.

Zu erwähnen ist die Zahl der Fruchtblätter. Foskal, der auch die Pflanze entdeckt hat, setzt sie auf sechs, Schreber auf zehn, und mit ihm Willdenow und Person. Lechenault gibt neun an und Richard stellt nach seinen Beobachtungen die Zahl sechs auf. Bei drei Exemplaren, die ich untersucht habe, ist die Zahl der Staubblätter sowohl als der Fruchtblätter nicht konstant. Bei ein und derselben Pflanze haben wir bei manchen Blüten die Zahl neun, bei anderen zehn gefunden. Der Verfasser des „Prodromus Fl. N. Hollendiae“ hat eine neue Spezies von 9—12 Staubblättern beschrieben. Nach diesen verschiedenen Beobachtungen müssen wir also annehmen, daß die Zahl bei den verschiedenen Spezies von 6, 9—12 variiert mit den dazwischen liegenden Übergängen.

Der ganze Blütenaufbau, nämlich das Vorhandensein von Nektarien sowohl an Kronen-, als auch an Staubblättern einerseits, die Extrorsität der Antheren und die papillöse Beschaffenheit nur der nach innen zu gekehrten Seite der Narben andererseits beweisen, daß sie für eine fremde Bestäubung eingerichtet ist.

Nach der Befruchtung fängt die Blüte an sich zu senken, was durch Krümmung des Blütenstieles geschieht wie bei Limnobium, bis sie schließlich den Boden erreicht hat und gleich nach der Samenreifung von innen aus abzufaulen beginnt. Nachdem endlich auch die Spatha abgefault ist und nur deren flügelartige Gebilde übrig geblieben sind, werden durch den Druck, welchen das starke Aufquellen des Schleimes verursacht, die Samen frei, bleiben am Schleim haften und gehen mit dem weiteren Aufquellen desselben auseinander, was für deren Verbreitung von großem Vorteil ist. Denselben Vorgang haben wir bei Limnobium beobachtet, nur daß bei letzterem die Fruchtwände nicht gleich nach der Samenreifung abfaulen, sondern die reifen Samen im Fruchtknoten überwintern.

Die Keimung von Ottelia weicht nicht von der von Blyxa ab (Fig. 39).

II.

In folgendem Abschnitt will ich mich mit der schon in der Einleitung erwähnten Frage der Heterophyllie von Limnobium und Stratiotes beschäftigen und zwar zunächst zur Beschreibung der von mir angestellten Versuche übergehen; den Schluß soll dann eine kurze Untersuchung bilden über die Ursache der Senkung von Stratiotes aloides im Winter. —

Versuch I. In feuchter, lockerer Erde mit Beimischung von Sägespänen wurde eine kräftige Pflanze eingesetzt, die nur im Besitze von Luftblättern war, da die Schwimmblätter schon abgefault waren. Die Pflanze wurde dann mit einer Glasglocke zugedeckt. Das jüngste Blatt saß auf einem ca. 7 cm langen Stiel und war auch auf der Unterseite mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen. Nach Verlauf von 23 Tagen hatte die Pflanze zwei neue Blätter gebildet, das erste mit 0,04 m langem Stiel, das zweite mit einem solchen von 0,01 m. Die Färbung war an der Basis etwas rötlich. Auf der Unterseite besaßen beide Spaltöffnungen. Ferner hat die Pflanze zwei Ausläufer gebildet, wobei auffallend ist, daß, während die Pflanze in normalem Zustande mit der Bildung des ersten Ausläufers begnügt, sie in diesem Falle die Tendenz zeigt, alle Ausläufer zu entwickeln. Von diesen zwei Ausläufern bildete der erste zwei Pflanzen, deren erstere Blätter mit ca. 2—3 cm langem Stil besaß, das jüngste war an der Basis auf der Unterseite etwas schwammig. Die Zahl der Spaltöffnungen auf dieser Seite war sehr gering. Die Blätter der zweiten Pflanze von demselben Ausläufer zeigten eine schwammige Beschaffenheit und die Zahl der Spaltöffnungen war geringer[1]).

Versuch II. Eine zweite Pflanze, die ich auf dem Lande kultvierte, hatte nur Luftblätter mit einem 7—8 cm langen Stiel. Das Landleben wirkte zunächst auf die Größe des Stieles. Die Länge des Blattstieles der zwei ersten neuen Blätter betrug noch ca. 5 cm, sonst war die Beschaffenheit dieselbe wie bei normalen Luftblättern; die schwammige Struktur trat bei dem nächsten Blatt auf der Unterseite ein, obwohl Spaltöffnungen noch in großer Anzahl vorhanden waren.

Von dem ersten Ausläufer, den die Pflanze gebildet hat, entwickelten sich vier neue Generationen. Die erste ließ eine allmähliche Verkürzung des Blattstieles von 4½—1½ cm Länge bemerken, ferner eine rötliche Färbung, die für die Schwimmblätter charakteristische schwammige Struktur und eine Verminderung der Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite. Aus dieser ersten Generation gingen

1) Die Pflanze ist dann zugrunde gegangen.

drei Ausläufer hervor. Erst die Blätter des dritten, ca. 11 cm langen Ausläufers zeigten ein vollständiges Fehlen der Stomata auf der Unterseite.

Die zweite Generation ist durch eine Pflanze von drei Blättern vertreten. Eine weitere Wirkung des der Pflanze nicht passenden Landlebens ist nur beim dritten Blatte zu beobachten, wo die Stiellänge auf kaum 13 mm herabgesunken ist und Spaltöffnungen kaum noch vorhanden sind.

Die dritte und vierte Generation wiesen keine weiteren neuen Erscheinungen auf.

Zu den beiden oben beschriebenen Versuchen ist zu bemerken, daß das Zurücktreten der Stomatabildung auf der Unterseite erst nach längerer Zeit einsetzt, während bei dem folgenden Versuche die Stomatabildung rasch aufhört.

Versuch III. Eine Pflanze, die nur Schwimmblätter besaß und im Begriff war, Luftblätter zu bilden, wurde auf dem Lande kultiviert. Die zwei neuen Blätter (Fig. 40 *I*) folgten anfangs der Tendenz, die die Pflanze ursprünglich hat, nämlich Luftblätter zu bilden. Durch die Veränderung des Mediums, die naturgemäß eine schlechte Ernährung im Gefolge hatte, ist die Tendenz zur Bildung von Luftblättern, nachdem sie eben erst in Erscheinung getreten war rasch zurückgegangen. Und zwar stellte das erste neugebildete Blatt den Übergang vom Schwimmblatt zum Luftblatt dar, indem die Unterseite spärliche Spaltöffnungen, aber doch noch eine schwammige Beschaffenheit aufwies. Das zweite Blatt besaß einen längeren Stiel, die Unterseite war mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen und nicht mehr schwammig. Bei den kommenden Blättern hörte die Fähigkeit zur Stomatabildung auf der Unterseite auf und rasch trat wieder schwammige Beschaffenheit ein, so daß also alle nachkommenden Blätter die Struktur von Schwimmblättern hatten (Fig. 40*II*).

Ferner bildete die Pflanze drei Ausläufer, von diesen wieder der erste eine kräftige Pflanze mit drei Ausläufern, der zweite eine solche mit nur einem, während die Pflanze des dritten Ausläufers ohne jeglichen Ausläufer war. Bei allen diesen Pflanzen waren die Blätter schwammig und ohne Spaltöffnungen auf der Unterseite, d. h. sie besaßen, abgesehen von der Größe, — da sie alle kleiner waren — Eigenschaften eines echten Schwimmblattes.

Versuch IV. Auch eine Keimpflanze wurde als Landpflanze kultiviert Obwohl sie schon ein volles Jahr auf vegetativem Weg weiter wächst, ist sie nicht zur Bildung von anderen als den Primärschwimmblättern gekommen.

Versuch V. Einer unter normalen Verhältnissen lebenden Pflanze habe ich sämtliche Blätter und Ausläufer abgeschnitten, wodurch die Assimilation der Pflanze verhindert wurde. Sie war so beschaffen, daß sie alle Blattformen und Übergänge vom Schwimm- bis zum höchstentwickelten Luftblatt besaß. Auch dieser Versuch ließ mir dasselbe Resultat erzielen wie die vorigen. Nach drei Übergangsformen war das vierte Blatt der Pflanze ein echtes Schwimmblatt ohne Spaltöffnungen auf der Unterseite mit kurzem Stiel und schwammiger Beschaffenheit.

Versuch VI. Als Schwimmpflanze in Viktoria regia Bassin bei ca. 0,60 m Wassertiefe und 30—31° Temperatur hat Limnobium infolge der ungünstigen Bedingungen, wahrscheinlich wegen der hohen Temperatur, die Tendenz aller Achselknospen, auch die zu Infloreszenzen bestimmten als Ausläufergruppen zu entwickeln, was ich aus der Anordnung derselben nachweisen konnte. Die Pflanze hat durch Übergangsformen schließlich die kleinen, mit kurzem Stiel versehenen Primärblätter gebildet, wie dies bei der Landpflanze der Fall war.

Versuch VII. Gänzlich davon verschiedene Resultate lieferte mir eine Pflanze unter besseren Lebensbedingungen im Limnantemumbassin[1]). Wassertiefe 0,25 m und höchste Temperatur 26° C. Stamm und unterer Teil der Blätter waren untergetaucht und vom Wassergrund ca. 20 cm entfernt, während der andere Blatteil weit aus dem Wasser hervorragte. Die Pflanze hat nur große Luftblätter gebildet und die stark positiv geotropischen Wurzeln sind kräftig gewachsen und in den Boden eingedrungen. Sie hat sich vegetativ durch Ausläufer vermehrt, ist zu reicher Blütenentwicklung gelangt. Sie bildete im Herbst, am Schluß der Vegetation, Schwimmblätter.

Stratiotes aloides.

M. J. Constantin schreibt: „Avec Stratiotes aloides l'action du milieu aerien est évidente pour une même feuille qui etait au debut aquatique des que la pointe sort de l'eau les stomates aparaissent à l'extrémité".

Chatin findet keine Spaltöffnungen.

Rohrbach[2]) bemerkt dazu: „Ganz unbegreiflich aber ist mir die Angabe Chatin's, daß die Blätter unserer Pflanze ohne Stomata seien. . . Im unteren, stets untergetauchten Teil fehlen sie allerdings,

---

1) Im Viktoria-regia-Haus.

2) pag. 95.

im oberen aber, der immer frei aus dem Wasser hervorragt, sind sie beiderseits reichlich vorhanden".

Diese widersprechenden Angaben, sowie auch meine über Limnobium angestellten Versuche haben mir Veranlassung gegeben, die Abhängigkeit der Stomatabildung von dem Medium bei Stratiotes aloides etwas näher zu untersuchen.

Zunächst haben wir eine im hiesigen Botanischen Garten im Freien lebende Stratiotespflanze beobachtet. Sie war noch nicht ganz auf der Wasseroberfläche angelangt, sondern nur die Spitzen einiger Blätter, etwa ein Drittel, ragten aus dem Wasser frei in die Luft. Nach Constantin's Angaben müßten nur diese Blatteile Spaltöffnungen besitzen. Es zeigte sich aber, daß die Blätter nicht nur am oberen Teil, sondern bis an die Basis mit Stomata versehen waren. Bei einem bis zur Hälfte untergetauchten, ca. 0,18 m langen Blatte z. B. besaßen nur die drei *c. m.* an der Basis keine Spaltöffnungen, die sonstigen Blattteile waren beiderseits mit solchen versehen. Beim nächstjüngeren Blatt, wovon nur die Spitze aus dem Wasser ragte, war der größte Teil auf beiden Seiten mit Stomata versehen. Die übrigen jüngeren Blätter waren vollständig untergetaucht und trotzdem waren Spaltöffnungen reichlich bis zur Blattbasis vorhanden.

Versuch II. Im Viktoriahaus (Limnanthemumbassin) befestigten wir eine kräftige Pflanze am Wassergrund. Innerhalb 40 Tage hatte die Pflanze sehr große, lange Blätter gebildet, deren oberer Teil die Wasseroberfläche erreicht hatte und in die Luft emporragte. An den Blatteilen, die sich in der Luft befanden, waren absolut keine Spaltöffnungen zu sehen, wohl aber konnten wir einen Übergang zur Stomatabildung bei den unter Wasser befindlichen jungen Blättern beobachten, von denen das jüngste, also am tiefsten unter Wasser liegende, die größte Anzahl von Stomata aufwies.

Mit dieser Pflanze zugleich ließ ich in demselben Bassin eine junge, mit der Mutterpflanze in Verbindung stehende Ausläuferpflanze schwimmen, die sich nach 10 Tagen zufällig von der Mutterpflanze los löste. Infolgedessen ist schlechte Ernährung eingetreten, so daß sie bis heute, d. h. nach 45 Tagen, noch keine mit Stomata versehenen Blätter gebildet hat, obwohl sie an der Wasseroberfläche schwimmt.

Versuch III. Eine mit Stomata versehene, kräftige Pflanze wurde in einem Topf mit Sand und in das Viktoriabassin eingesetzt, so daß die Blätter aus dem Wasser ragten. Die Pflanze konnte die hohe Temperatur wahrscheinlich nicht ertragen und ging nach einem Monat

zugrunde; die neuen, inzwischen gebildeten Blätter aber, die auch in die Luft ragten, waren schmal und ohne Spaltöffnungen.

Daraus folgt, daß das Auftreten von Stomata nicht direkt abhängig von der Umgebung ist; das Medium hat keine direkte Wirkung auf die Pflanze. Die stomatalosen Blätter können wir als Primärblätter ansehen, die ein Gebilde schlechter Ernährung darstellen; die Bildung der höheren, mit Stomata versehenen Blätter kann unter ungünstigen Bedingungen unterbleiben. Ich beobachtete nie Spaltöffnungen auf den Primärblättern von jungen Ausläuferpflanzen, obwohl sie meist am Wasserspiegel schwimmen und mehrere Blätter aus dem Wasser ragen.

Ein Exemplar aus dem Weßlingersee (Herb. von Dr. v. Schönau) zeigte Blätter ohne Spaltöffnungen, obwohl die Pflanze mit Blüten versehen war und nach Dr. v. Schönau's Versicherung auf dem Wasserspiegel schwamm. Die Pflanze wurde im Juli eingebracht.

Das Fehlen von Spaltöffnungen habe ich auch bei einer aus dem Pilsensee gesammelten, mit Blüten versehenen Pflanze (Herbarmat.) beobachtet.

Diese Erscheinungen erklären uns die Angabe von Chatin, der keine Spaltöffnungen gefunden hat. —

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, senkt sich die Stratiotespflanze im Herbst, überwintert am Wassergrund und steigt im Frühjahr wieder an die Wasseroberfläche auf. Dieser Erscheinung will ich im folgenden eine Erklärung geben. —

Schenk führt aus: „Nachdem die weibliche Pflanze verblüht, senkt sie sich, um ihre Früchte zu reifen, unter den Wasserspiegel; an einer anderen Stelle: „Zur Winterzeit senkt sie sich auf den Boden des Gewässers und entgeht so ihrer Vernichtung".

Daraus läßt sich schließen, daß die Ursachen der Senkung einerseits in der Befruchtung andererseits in der niederen Temperatur zu suchen ist. Meiner Ansicht nach ist die Senkung ganz unabhängig von der Kälte und Befruchtung.

Viele Wasserpflanzen und zwar hauptsächlich deren ausgewachsene Teile scheiden, wie bekannt, kohlensauren Kalk aus. Zu dieser Pflanze gehört auch Stratiotes aloides.

Die Kalkablagerung tritt bei Stratiotes im Herbst ein, gerade dann, wenn sich die Pflanze zu senken anfängt, wenn die Pflanze den Wassergrund erreicht hat, sind alle Pflanzenteile mit kohlensaurem Kalk bedeckt. Stehen nur diese beiden Erscheinungen — Kalkablagerung und

Senkung — in irgend einem Zusammenhang? Das sollen die in folgendem beschriebenen Versuche zeigen.

Vers. I. Von einem mit Kalk bedeckten Blatte habe ich vorsichtig mit Salzsäure den Kalk vollständig entfernt, so daß das Blatt nicht beschädigt wurde. Vor der Kalkentfernung senkte sich das Blatt, wenn ich es ins Wasser legte, ziemlich rasch zu Boden. Nach der Kalkentfernung war dies jedoch nicht mehr der Fall; es blieb auf der Wasseroberfläche.

Vers. II. Ein anderes Blatt befreite ich zur Hälfte von Kalk. Ins Wasser gebracht, richtete es den kalkfreien Teil nach oben, den anderen, mit Kalk bedeckten nach unten. Die beiden Fälle zeigen also, daß bei einzelnen Blättern die Stellung auf der Wasseroberfläche oder am Wassergrund hauptsächlich von Vorhanden- oder nicht Vorhandensein von Kalk abhängig ist.

Vers. III. Von einer auf dem Wassergrund sitzenden Pflanze wurden fast alle mit Kalk bedeckten Blatteile abgeschnitten; die Folge war, daß die Pflanze zur Wasseroberfläche aufstieg. Damit ist eine Nährstoffablagerung im Stamm, die die Senkung verursachen konnte, ausgeschlossen.

Von den angegebenen Versuchen läßt sich schließen, daß die Ursache der Senkung hauptsächlich in der Kalkablagerung liegt.

Beim Erwachen der Vegetation im Frühjahr beginnt die Pflanze neue Blätter zu treiben, die kalkfrei und leichter als Wasser sind, während die alten, mit Kalk versehenen Blätter schwerer sind. Wenn die Zahl der neuen Blätter so groß geworden ist, daß die Pflanze dasselbe Gewicht hat wie Wasser, beginnt sie mit jedem frisch treibenden Blatt leichter zu werden als das Wasser und infolgedessen allmählich an die Wasseroberfläche aufzusteigen, bis sie endlich dieselbe erreicht hat. Schneidet man diese neuen Blätter ab, so senkt sie sich wieder. Umgekehrt findet dieser Vorgang im Winter statt beim Beginn der Kalkablagerung.

Es ist merkwürdig, daß die Pflanze im Gewicht einen so kleinen Unterschied von Wasser aufweist, daß das Kalkgewicht ausschlaggebend ist, ob die Pflanze auf der Oberfläche schwimmt oder sich auf den Wassergrund senkt.

Meine über das Kalkgewicht angestellten Untersuchungen zeigten daß der Kalk häufig fast das doppelte Gewicht der festen Bestandteile des Blattes aufwies.

Ist nun diese Kalkablagerung von der Befruchtung oder niederen Temperatur abhängig? Auch diese Frage können wir nicht bejahen. Eine Kalkablagerung haben wir auch bei einer jungen Ausläuferpflanze

im Viktoriahaus, also in höherer Temperatur, beobachtet. Dies erweckt den Anschein, als ob hierbei die schlechte Ernährung, die in der höheren Temperatur ihre Ursache hat, eine große Rolle spielte.

Zusammenfassung.

Die Wurzelkappen gehören ursprünglich nicht zur Wurzel. Sie entstehen durch weitere Entwicklung der Wurzeltasche. Eine solche Wurzel ist als haubenlose zu betrachten. —

Limnobium Boscii ist nicht, wie vielfach angegeben wurde, diözisch, ähnlich wie Hydrocharis, sondern rein monözisch.

Die Krümmung des Stieles der weiblichen Blüte von Limnobium ist unabhängig von der Befruchtung. Sie beruht auf einem positiven Geotropismus derselben. Ebenso verhält sich der von Ottelia Blüte.

Die Heterophyllie bei Limnobium hat als Ursache keineswegs die direkte Anpassung an das Land- oder Wasserleben. Die Schwimmblätter sind Hemmungsbildungen, die bei schlechten Ernährungsbedingungen auftreten.

1. Als Landpflanze hat sie andauernd Schwimmblätter gebildet, indem sie nicht zum Blühen gekommen ist. Die Blätter sind klein geblieben und haben die Jugendform der ersten Keimblätter beibehalten. —

2. Als Schwimmpflanze im Viktoria-regia Bassin (höchste Temperatur 31⁰) hat sie wiederum Schwimmblätter gebildet. Die Blütenbildung ist unterblieben.

3. Eine mit Luftblätter versehene Pflanze bildet beim Eintritt der ersten Vegetation im Frühjahr zuerst Schwimmblätter, dann Luftblätter und im Herbst wieder „Schwimmblätter".

4. Durch Abschneiden der Blätter und Ausläufer ist die Luftblattbildung zurückgegangen und wieder die Schwimmblattbildung eingetreten. —

Die Angabe Constantin's über Stratiotes aloides, wonach der Einfluß des Mediums genügt, daß ein und dasselbe Blatt, das untergetaucht war, wenn es in Berührung mit der Luft kommt, Stomata auf den außerhalb des Wassers befindlichen Teilen entwickelt, ist nicht zutreffend. Die Spaltöffnungen sind nicht nur auf den in der Luft befindlichen Blatteilen vorhanden, sondern auch auf den untergetauchten. Die jüngsten der nachfolgenden Blätter sind, obwohl sie tief unter dem Wasserspiegel liegen, mit den meisten Spaltöffnungen ausgerüstet. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die Stomatabildung auf günstigeren Ernährungsverhältnissen beruht.

Die Blütenbildung bei Stratiotes ist unabhängig von dem Vorhandensein der mit Stomata versehen Blätter.

Die Senkung von Stratiotes im Herbst beruht auf der Kalkablagerung und das Wiederaufsteigen im Frühjahr ist der Bildung von nicht inkrustierten Blätter, die das Übergewicht von kohlensaurem Kalk vermindern und schließlich aufheben, zuzuschreiben. —

Bevor ich diese Arbeit schließe, möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Karl von Goebel, unter dessen Leitung diese Arbeit ausgeführt wurde, für seine Anregung und Unterstützung meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

Chatin, Anatomie comparée des Vegetaux. Paris 1857—1862.
Constantin, J., L'hérédité acquise.
Ders., Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. Bull. soc. bot. Fr. 1885, Tome XXXII, pag. 83.
Clarke, The Journ. of die Linn. soc. 1873, Vol. XIV, pag. 8, t. 1.
Dammer, U., Beiträge zur Kenntnis der veg. Organe von Limnobium stol. Diss. Freiburg, 1888.
Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., II. Teil, pag. 256.
Flora austral., Vol. VI, pag. 258.
Flora of Britisch India, pag. 660.
Flora of Ceylon, Part. IV.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Teil.
Ders., Experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.
Janczewski, E., Annales des Sciences nat., V. ser. Bot., Tome XX, pag. 168.
Irmisch, Flora 1865, pag. 87 und 90.
Lorenz, H., Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Winterknospen von Hydrocharis usw. Diss. Kiel, 1903.
Müller, J., Hanstein's Bot. Abh. zu Bonn, 1878, pag. 44.
Richard, Memoires Inst. Fr. 1811, pag. 77.
Rohrbach, Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrocharideen. Abh. der Naturforsch. Gesellschaft zu Halle, Bd. XII.
Schenck, H., Vergleichende Anatomie der subm. Gewächse. Kassel 1886.
Strasburger, E., Lehrbuch der Botanik, 1911.
van Tieghem, Ph., Traite de Botanique, pag. 696.
Ders., Ann. sc. nat. Bot. 5, ser. XIII, 1870—71, pag. 172.
Wacker, Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXXII.

Figurenerklärung zu Tafel I—V.

Limnobium Boscii.

Fig. 1. Leitbündel im Querschnitt von dem Stiele eines Luftblattes.

Fig. 2. Leitbündel vom Schwimmblatte.

Fig. 3. Schematische Darstellung eines Querschnittes durch eine Ausläuferpflanze. A, A_1, ${}_1A$ Ausläufer; a, a^1, ${}_1a$, ${}_1a^1$ die seitlichen Achselknospen; N, N_1, n, n_1 Niederblätter; B—B_5 Laubblätter.

Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer Wurzelanlage. *E* Endodermis; *P* Plerom; *D* Dermatogen; *K* Kappenschicht.

Fig. 5. Anlage einer Wurzel. *E* Endodermis; *K* zwei Kappen.

Fig. 6. Teil eines Längsschnittes durch eine junge Wurzel.

Fig. 7. Querschnitt durch eine ältere Wurzel. *c* Diaphragmazelle von rötlicher Masse angefüllt.

Fig. 8. Der Zentralzylinder stärker vergrößert.

Fig. 9. *Z* Protoplasmatische stärkeführende Zellen der inneren Rinde bei Limnobium und Hydrocharis.

Fig. 10. *A*, *a* zwei Ausläufer der linken Achselknospe; *N* Narbe des abgeschnittenen ersten Ausläufers.

Fig. 11. *A* in normalem Zustand; *B* der bei Fig. 10; *A* Ausläufer; *W* die einzige Wurzel, die diesem entspricht.

Fig. 12. Limnobium mit zweierlei Blüten.

Fig. 13. ♂ und ♀ Pflanze.

Fig. 14. Querschnitt durch einen ♂ Blütenstand. II. Schematische Darstellung derselben. *Bm*, *1*, *2* . . . zeigen die Reihenfolge der einzelnen Blüten an.

Fig. 15. Querschnitt durch eine junge männliche Blüte. I. Diagramm.

Fig. 16. Pflanze mit ♀ Blüte am Grund des Gefäßes befestigt. Die unbefruchtete Blüte hat sich gekrümmt.

Fig. 17. Geotropismus des befruchteten Fruchtknotens.

Fig. 18. Limnobiumsamen.

Fig. 19. I. *a*, *b*, *c* Entwicklungsstadien der Auswüchse der Samenschale. II. Im Querschnitt.

Fig. 20. Entwicklung der Samenschale aus den zwei Integumenten. I. Jüngeres Stadium; *a* Mittellamelle; *d* gallertartige Schicht.

Fig. 21. Stellung des Keimlings auf der Wasseroberfläche. *W* Hauptwurzel; W_1 erste Adventivwurzel; *K* Kotyledon.

Blyxa.

Fig. 22. Floßzahn eines Blattes.

Fig. 23. Zellengruppe, die zur Aussteifung des Blattes dient. I. Im Längsschnitt. II. Im Querschnitt.

Fig. 24. I, II. Teile eines Querschnittes durch ein junges Blatt.

Fig. 25. Entwicklung eines Gefäßbündels.

Fig. 26. Medianer Längsschnitt durch eine junge Wurzel. *g* Axialer Gang; *E* Endodermis; *Pr* Plerom; *D* Dermatogen; *a* die Zelle, aus der Zentralzylinder entsteht.

Fig. 27. Entwicklung des Zentralzylinders. *g* Axialer Gang.

Fig. 28. Links Blüte von Blyxa, rechts deren Diagramm.

Fig. 29. Anlage eines Auswuchses der Samenschale.

Fig. 30. Verschiedene Keimungsstadien.

Ottelia alismoides.

Fig. 31. Übergangsformen von dem band- zu dem herzförmigen Blatte.

Fig. 32, 33. Querschnitt durch den Vegetationskegel. Blattanordnung.

Fig. 34, 35. Zentralzylinder der Wurzel im Quer- und Längsschnitt. *l* Axiales Gefäß; *s* Siebröhre; *p* Siebplatte.

Fig. 36. Entwicklungsstadien der Blüte.

Fig. 37. Blütendiagramm.

Fig. 38. Querschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 39. I, II. Keimung. B_1, B_2, erstes und zweites Keimblatt; *K* Kotyledon; *W* Hauptwurzel; W_1 erste Adventivwurzel.

Fig. 40. I. Luftblätter. II. Schwimmblätter von Limnobium.

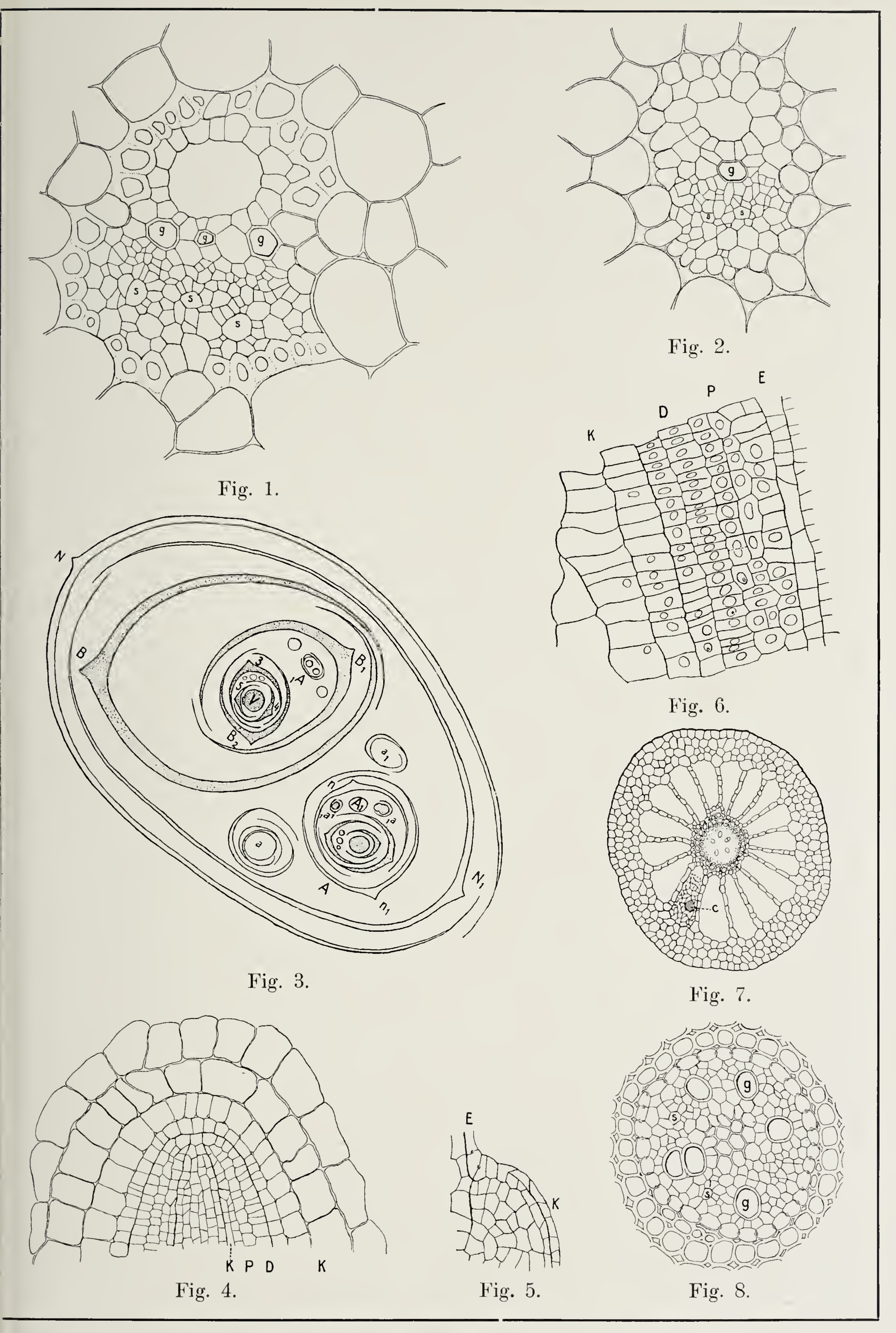


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.

Montesantos. Verlag von Gustav Fischer in Jena.

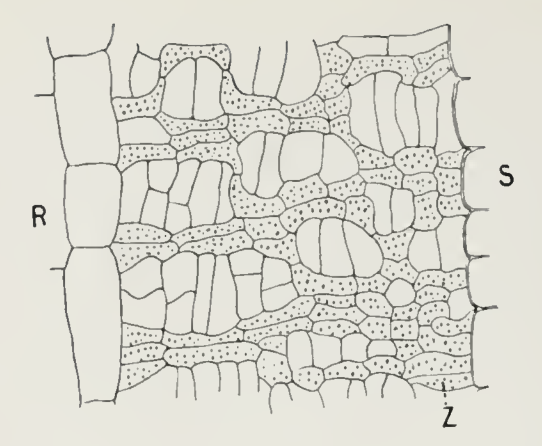


Fig. 9 a.

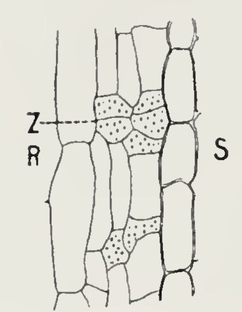


Fig. 9 b.



Fig. 10.

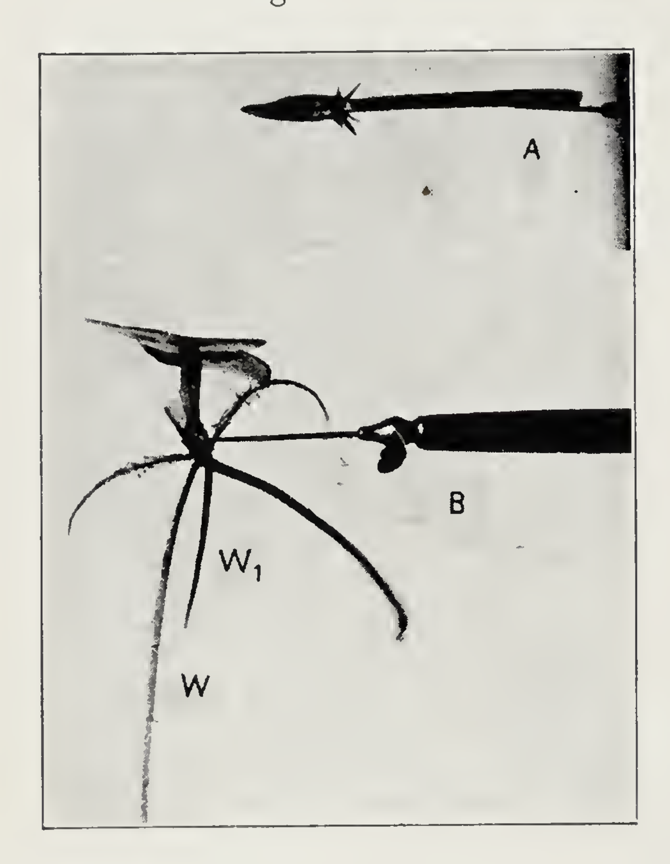
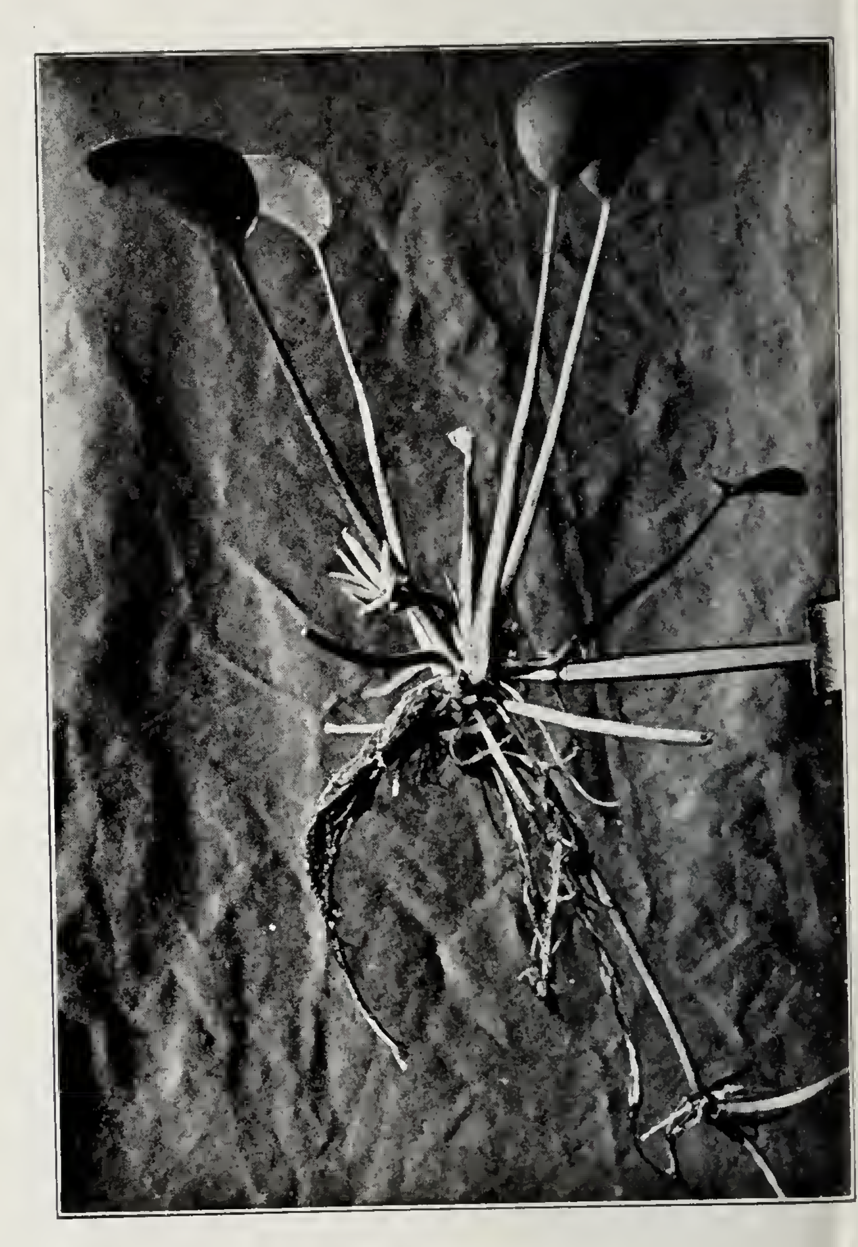
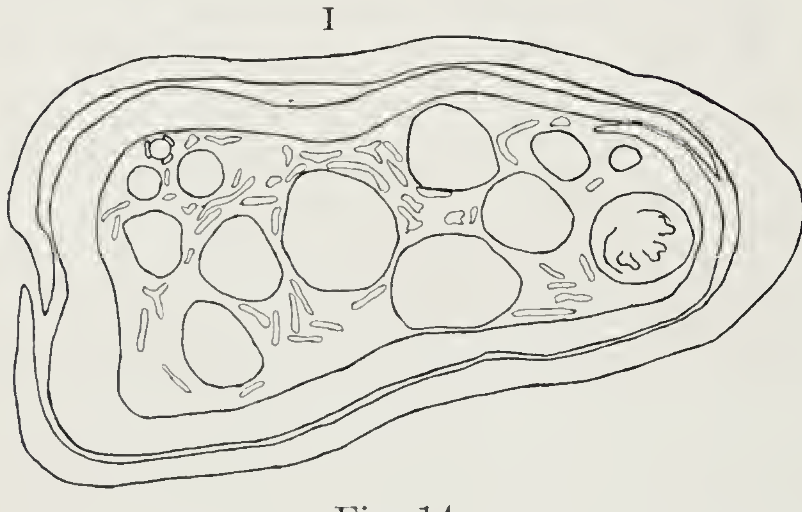


Fig. 11.


Fig. 12.

I


Fig. 14 a.

II

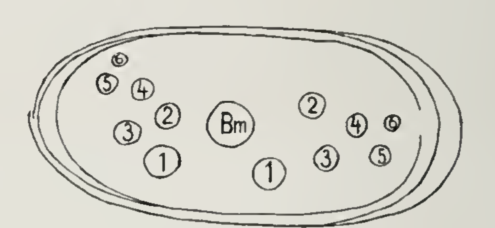


Fig. 14 b.



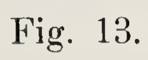


Fig. 13.

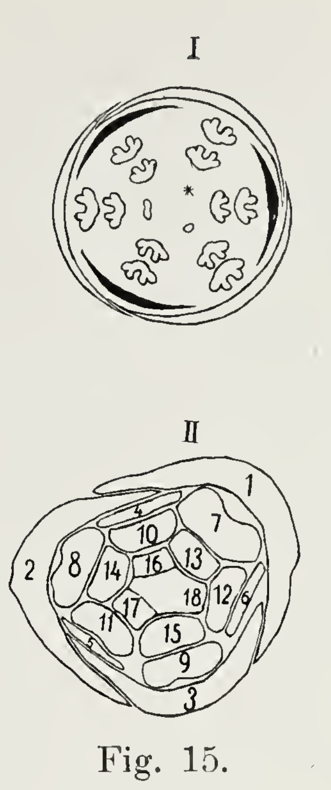


Fig. 15.

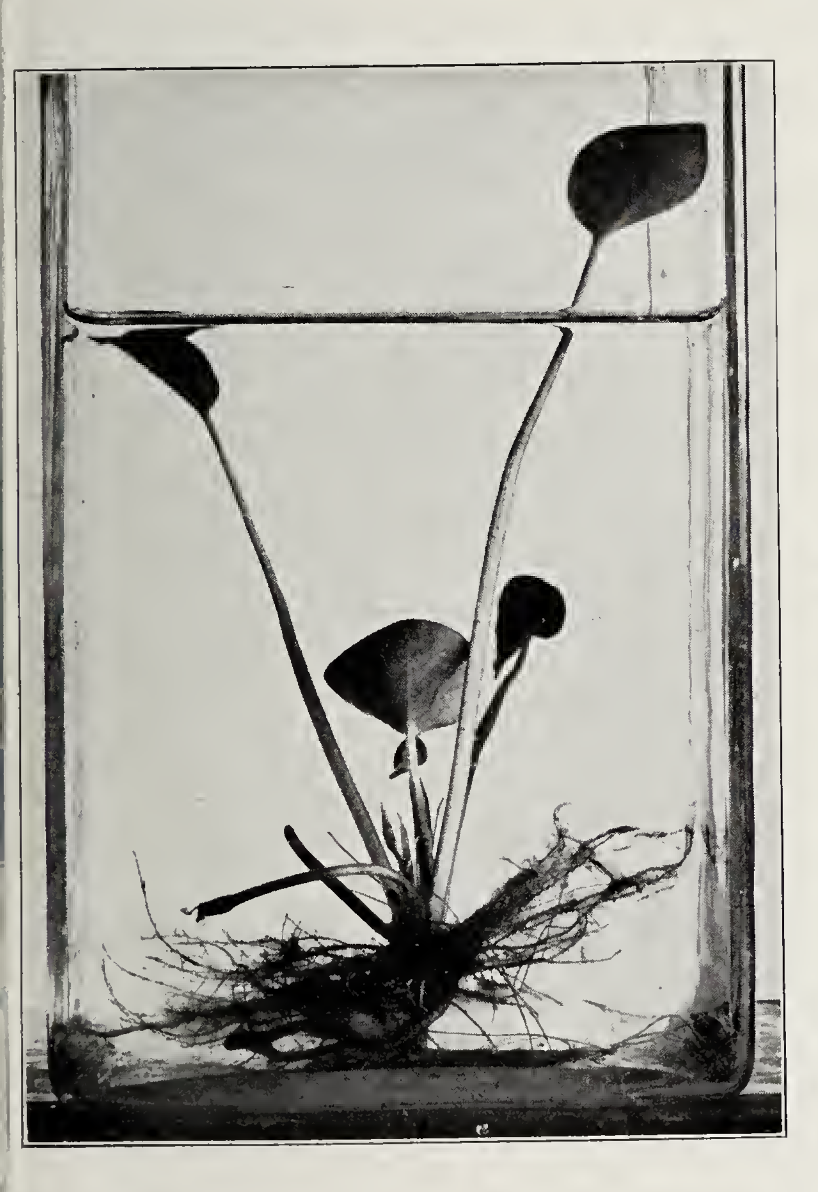


Fig. 16.



Fig. 17.

Fischer in Jena.

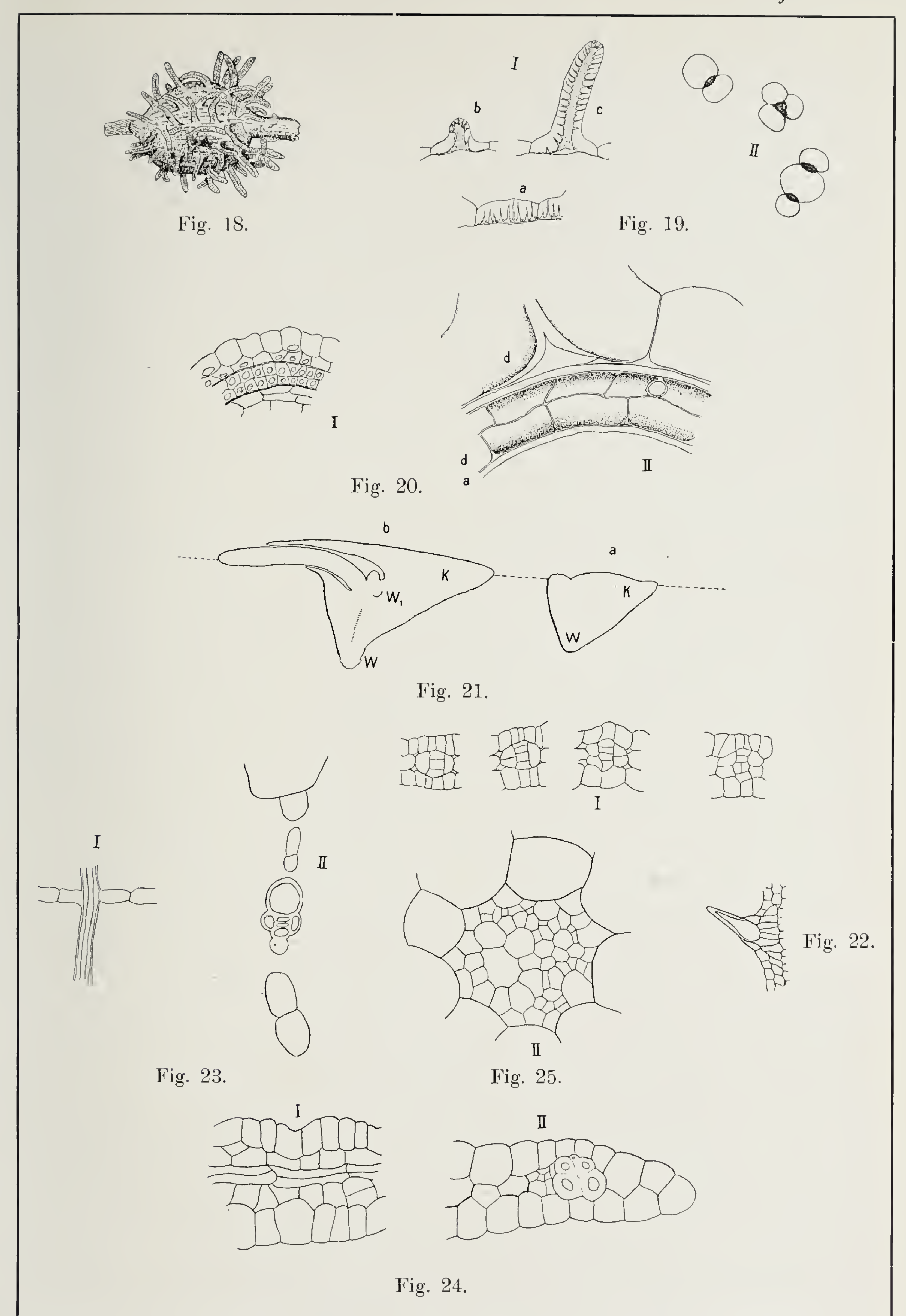


Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21. Fig. 23. Fig. 25. Fig. 24.

Montesantos. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

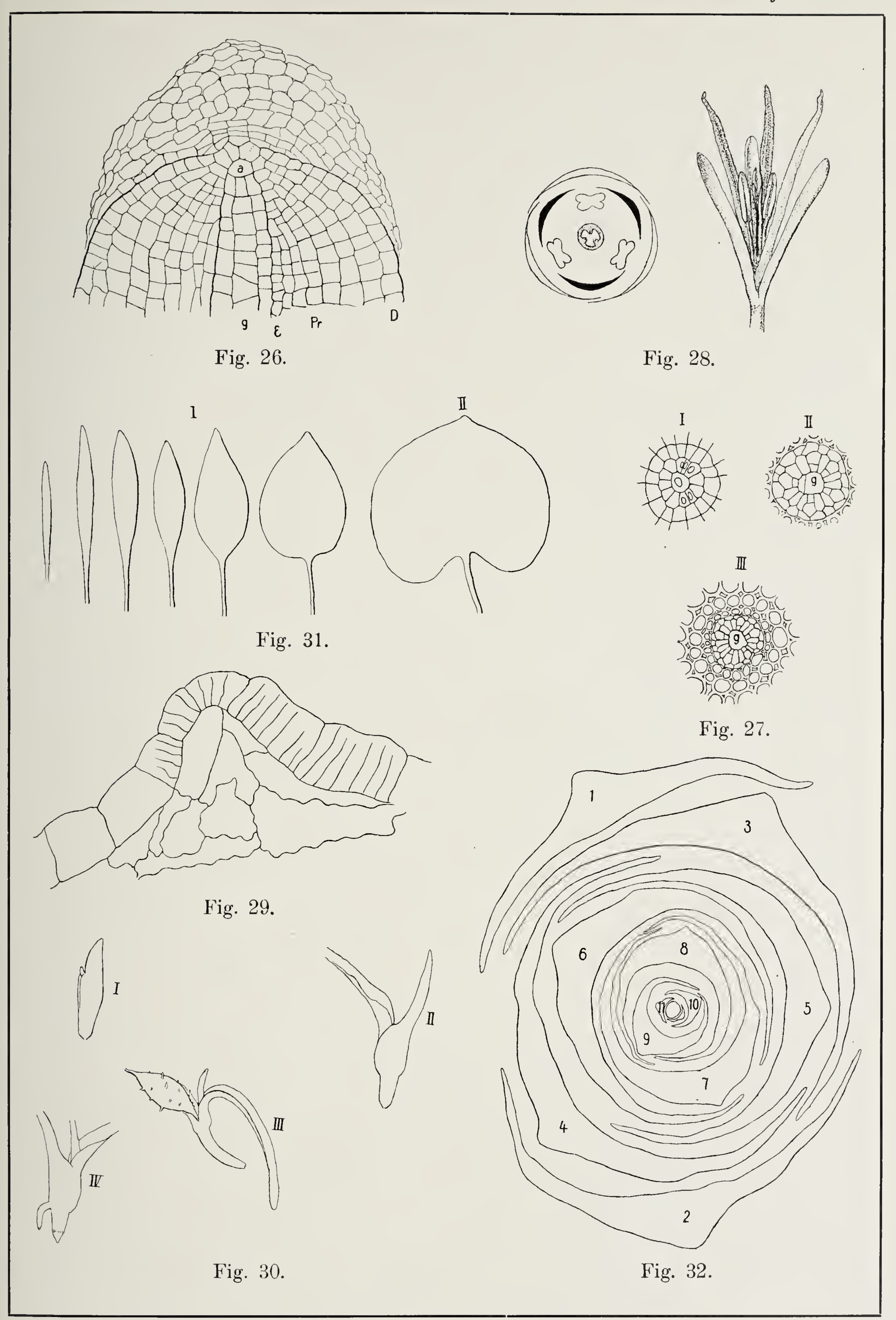


Fig. 26. Fig. 28. Fig. 31. Fig. 27. Fig. 29. Fig. 30. Fig. 32.

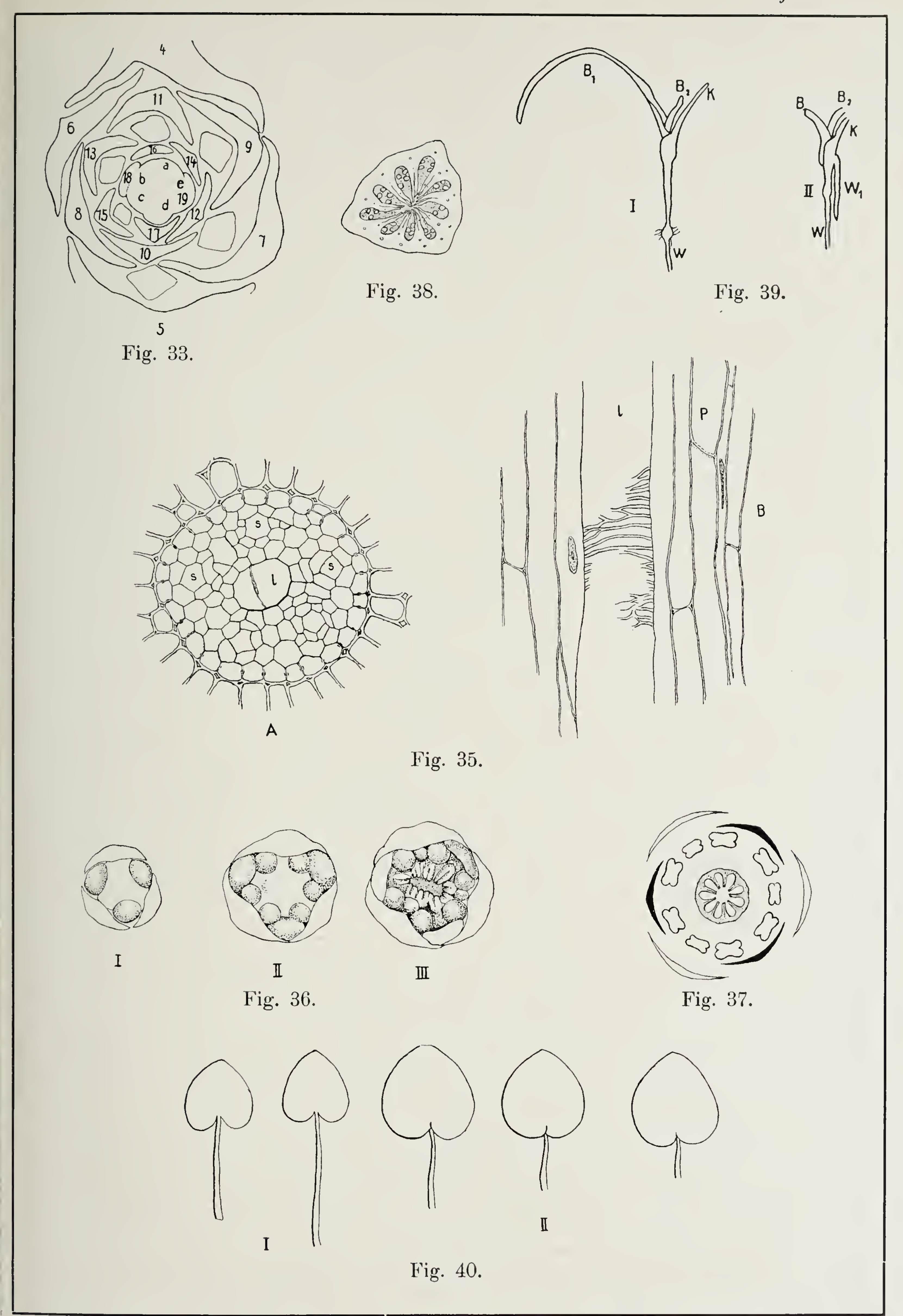


Fig. 33.

Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 37.

Fig. 40.

Montesantos.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Archegoniatenstudien.

Von K. Goebel.

XIV. Loxsoma und das System der Farne.

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

I.

„Keine Pflanze“ — sagt der Altmeister der Pteridologie[1]) — „hat das Interesse des Systematikers stärker erregt, als das rätselhafte Loxsoma Cunninghami R. Br. aus dem nördlichen Neuseeland. Heute noch ist die Stellung dieser seltsamsten aller Farngestalten ebenso umstritten, als zur Zeit ihrer Entdeckung durch Allan Cunningham.“

Schon die Synonyme zeigen, wie verschieden man die Pflanze beurteilte. Nach W. Hooker[2]) wurde die Pflanze von Cunningham als Davallia dealbata bezeichnet, von Harvey als Trichomanes coenopteroïdes. Wie Hooker hervorhebt, ist das leicht verständlich, weil das mit dem Blattrand „verwachsene“ Indusium an Davallia erinnert, die lange Placenta an Trichomanes, während andererseits der breite schiefe Ring an den der Cyatheaceen anklingt. Demgemäß sehen wir die Pflanze bald den Hymenophyllaceen, bald anderen Farngruppen zugerechnet. Die meisten Autoren betonten wohl die Zugehörigkeit zu den Hymenophyllaceen. So Mettenius[3]), der meint, daß Loxsoma durch „den Bau ihrer mit Spaltöffnungen versehenen Blätter und durch die Bildung des Schleiers“ den Übergang von den Hymenophyllaceen zu anderen Farnen vermittle, obwohl er die Verschiedenheiten im Sporangienbau zwischen Loxsoma und den „übrigen Hymenophyllaceen“ hervorhebt, unter denen nur Hym. sericeum Annäherungen an die Eigentümlichkeiten der Loxsomasporangien zeigen soll.

---

1) H. Christ, Loxsomopsis costaricensis nov. genus et n. sp. Bulletin de l'herbier Boissier, 2ème sér., 1904, Tome IV.

2) W. Hooker, Species filicum 1846, Vol. I, pag. 86. Vgl. die historische Darstellung bei Bower, Studies on the morphology of spore producing members, IV, pag. 47.

3) G. Mettenius, Über die Hymenophyllaceen. Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. der Wissensch. 1864, Bd. XI.

Bei van den Bosch bildet Loxsoma die dritte Gruppe der Hymenophyllaceen. In der Synopsis filicum[1]) steht Loxsoma am Anfang der Hymenophyllaceen.

Bommer[2]) meint, ähnlich wie Mettenius, Loxsoma bilde den natürlichen Übergang von den Hymenophyllaceen zu den Polypodiaceen (durch die Davalliaceen).

Diels[3]) betrachtet Loxsoma als eine „nur mit Zweifel den Hymenophyllaceen anzuschließende Gattung", ebenso Christensen im „Index filicum" (1906).

Andererseits stellte Presl[4]) Loxsoma unter seine Helicogyratae und zwar als besondere Gruppe zwischen die Gleicheniaceen und Cyatheaceen, und bei Christ[5]) finden wir unseren Farn zwischen Davallia und Microlepia.

Besonders eingehend hat Bower[6]) die Stellung der Loxsomaceen besprochen. Er vergleicht die Sporangien mit denen von Gleichenia, und findet, daß sie vom selben Typus, wenn auch in Einzelheiten verschieden sind. In der Nachbarschaft von Gleichenia vermutet er die Ahnen vom Loxsoma und hält diese Gattung für den Repräsentanten einer eigenen Abteilung, welche die Gleichenia-Schizaea-Verwandtschaft mit dem Typus von Dennstaedtia und Microlepia verbindet.

Die neuerdings entdeckte Gattung Loxsomopsis stellt Bower in die Nachbarschaft von Loxsoma und Thyrsopteris. Er sagt: From a comparative standpoint Loxsoma it one of the most interesting Ferns: it appears to be a „generalised" type, while its rare and local occurence countenances this view."

Alle diese Ausführungen gründen sich auf die Beschaffenheit des Sporophyten. Daß auch der Gametophyt für die Erkennung der systematischen Verwandtschaft wertvolle Merkmale abgeben kann, habe ich früher an verschiedenen Beispielen zeigen können. So bei den Hymenophylleen, den Vittarieen, Anogramme[7]). Es kann hier auf die unten angeführte Literatur verwiesen werden. Es war deshalb

1) Hooker and Baker, Synopsis filicum, 2. edition, 1885, pag. 55.

2) Bommer, Monographie de la classe des fougères 1867, pag. 100

3) In Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I, 4, 1902, pag. 112.

4) Presl, Hymenophyllaceae. Abh. d. Kgl. Böhm. Gesellsch. der Wissensch., 5. Folge, Bd. III, pag. 90.

5) H. Christ, Die Farnkräuter der Erde, pag. 10 u. 307. Jena 1897.

6) F. O. Bower, The origin of a land flora 1908, pag. 571.

7) Vgl. Goebel, Morphologische und biologische Studien. Ann. du jardin. bot. de Buitenzorg 1887, Vol. VII. Über die Jugendzustände von Pflanzen. Flora 1889, Bd. LXXIX, p. 20 ff. Archegoniatenstudien VIII. Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 67

mein Wunsch, auch bei Loxsoma die Frage nach der Verwandtschaft auf Grund der Untersuchung der Geschlechtsgeneration prüfen zu können. Aber bei meinem Aufenthalte in Neuseeland, bei welchem ich die Nordinsel, auf der allein Loxsoma vorkommt, nur flüchtig berührte, fand ich keinen Standort von Loxsoma, und in Europa versuchte Sporenaussaaten mißlangen.

Durch die Vermittlung meines verehrten Freundes Dr. L. Cockayne wurde mir aber dennoch die Untersuchung von Prothallien ermöglicht, die, wie ich glaube, auch zur Entscheidung der Frage nach der Verwandtschaft der Loxsoma geführt hat. Ich erhielt zwei Sendungen von in Formolalkohol aufbewahrten Prothallien und Keimpflanzen.

Die Prothallien wurden gesammelt von Dr. L. Cockayne und Mr. H. Carse, die sie Ende Dezember 1910 an einer Tonbank auf

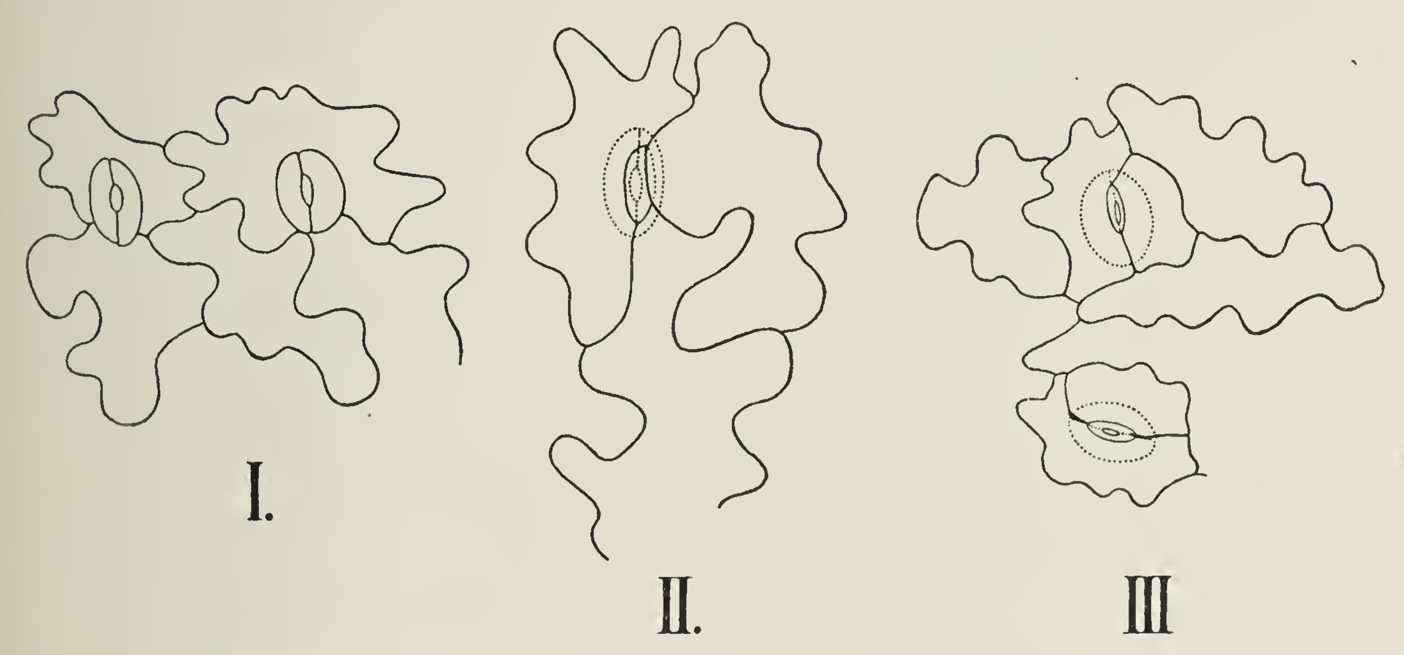


Fig. 1. Loxsoma Cunninghami. I. Stück der Blattunterseite des ersten Primärblattes einer Keimpflanze; die Spaltöffnungen liegen noch nicht vertieft. II. Stück der Epidermis eines späteren Primärblattes; eine vertieft liegende Spaltöffnung sichtbar. III. Epidermis eines alten fruktifizierenden Exemplars.

der Farm des letzteren bei Kaitaia (auf der Nordinsel) entdeckten. Später fand Mr. Carse unweit der ersten Stelle eine zweite, die mit Loxsomaprothallien besetzt war. Auch von dieser sandte er mir freundlichst Alkoholmaterial zu. Es sei mir gestattet, beiden Herren meinen Dank für ihre Freundlichkeit auch hier auszusprechen.

Das übersandte Material war, als ob es einer Reinkultur entnommen worden wäre. Abgesehen von einigen Moosen und Lebermoosen waren nur Prothallien und Keimpflanzen einerlei Art vorhanden. Daß diese zu Loxsoma gehören, ist mir nicht zweifelhaft. Es bürgt dafür nicht nur die Beobachtung der beiden neuseeländischen Botaniker, sondern es stimmte auch der Blattbau der Keimpflanzen mit dem der Loxsoma-Pflanzen des Münchener Herbars durchaus überein. Zunächst zeigt sich dies in der

Verteilung und im Bau der Spaltöffnungen. Loxsoma gehört zu den Farnen, die einigermaßen xerophilen Bau aufweisen. Dies spricht sich namentlich aus in dem Wachsreif der Blattunterseite und in der Versenkung der Spaltöffnungen, welche auf die Blattunterseite beschränkt sind (Fig. 1, III). Das erste Primärblatt der Keimpflanze zeigt die Spaltöffnungen noch nicht versenkt (Fig. 1, I), später aber ist dies der Fall (Fig. 1, II). Die Primärblätter sind zwar, wie dies zu erwarten war, weniger derb und ihr Mesophyll ist lockerer als das der späteren Blätter aber sonst stimmen sie mit ihnen überein. Namentlich auch darin, daß die Endodermis der Leitbündel von Zellen mit (an Alkohol- und getrocknetem Material) dunkelbraunem (gerbstoffreichen?) Inhalt gebildet wird.

Auch die „paleae" der Keimpflanzen stimmen mit denen alter Loxsomapflanzen überein. Sie treten auf zunächst als Zellreihen (Fig. 2, I),

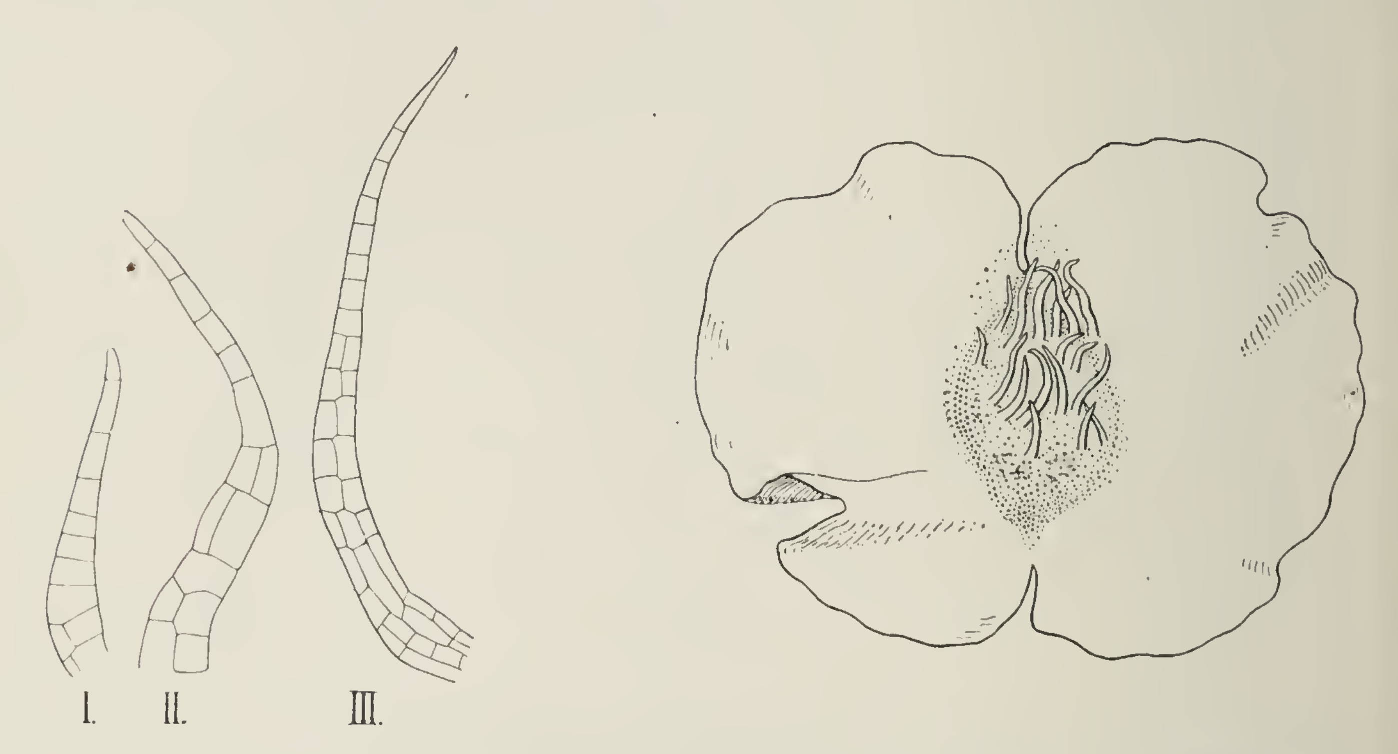


Fig. 2. „Haare" der Sproßachse I. und II. einer Keimpflanze, III. einer alten Pflanze.

Fig. 3. Prothallium einer unbestimmten Cyatheacee mit Schuppen. 5 mal vergrößert.

die später an der Basis Längsteilungen erfahren (Fig. 2, II). Auch die alten Loxsomapflanzen besitzen in Zellreihen auslaufende schmale Paleae, die ebenso wie die der Keimpflanzen braun gefärbt sind. (Fig. 2, III). In beiden Fällen sind die Paleae nicht abgeflacht. Die Prothallien, aus welchen diese Keimpflanzen hervorgehen, stimmten durchaus mit den anderen überein. Auch saßen einigen jüngeren Prothallien noch Sporenhäute an, welche mit denen von Loxsoma durchaus übereinstimmten.

Die Prothallien zeigten keinerlei Annäherung an die der Hymenophyllaceen. Wie ich früher zeigen konnte, sind diese in zwei durch Übergangsformen verbundenen Typen ausgebildet. Einerseits liegt der

Typus von Trichomanes rigidum vor: verzweigte Zellfäden mit keulenförmigen Archegoniophoren, andererseits der Hymenophyllum-Typus: verzweigte Zellflächen mit seitenständigen Archegongruppen. Mit keinem dieser Typen zeigen die Prothallien von Loxsoma die mindeste Ähnlichkeit, ebensowenig mit den hier nicht näher zu erörternden Übergangsformen zwischen den beiden Typen. Schon daraus geht wohl hervor, daß Loxsoma mit den Hymenophylleen nichts als eine Habitusähnlichkeit der Sori gemeinsam hat. Vielmehr sind die Prothallien (Fig. 4) wie die der meisten Farne herzförmig und tragen die Archegonien auf dem Gewebepolster hinter dem Meristem. Sie zeigen nun weiter ein Merkmal, wie es charakteristisch ist für die Cyatheaceen (im weitesten Sinne). Deren Prothallien sind bekanntlich ausgezeichnet durch den Besitz von mehrzelligen (als Zellreihen oder Zellflächen entwickelten) „Borsten“ auf der Unterseite, teilweise auch auf der Oberseite des Prothalliums (Fig. 3, III). Diese treten meist erst in späterem Lebensalter der Prothallien auf und können deshalb dann, wenn frühzeitig Embryobildung eintritt, auch ganz unterdrückt werden.

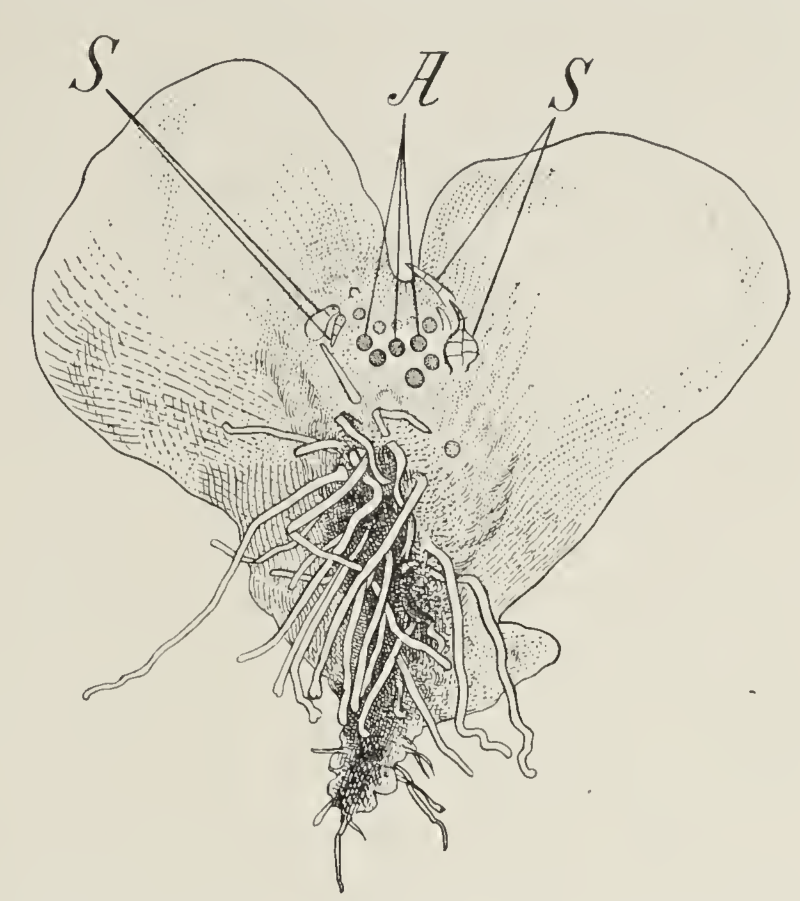


Fig. 4. Loxsoma. Prothallium (vergr.) von unten. *S* Schuppenhaare, *A* Archegonien.

Auch Loxsoma besitzt solche Borsten, und zwar an älteren Prothallien auf der Unterseite (Fig. 4, 5). Sie stehen rechts und links von den Archegonien, über die sie sich teilweise hervorwölben und haben

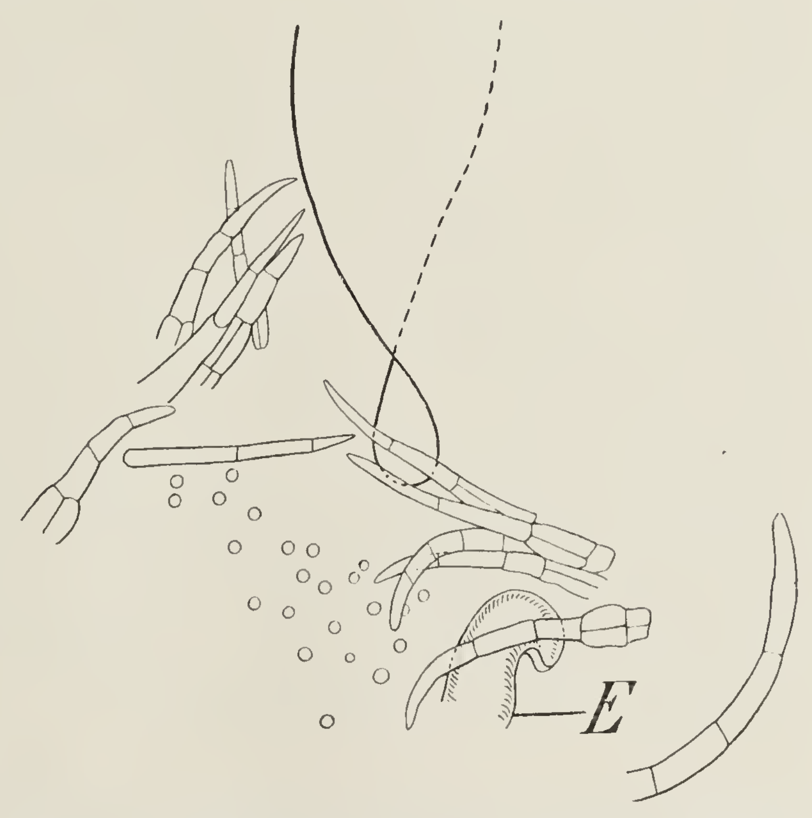


Fig. 5. Scheitelbucht eines Loxsoma-Prothalliums (stärker vergrößert als Fig. 4). *E* Blatt einer Keimpflanze.

vielleicht eine biologische Bedeutung, indem sie Wassertropfen kapillar festhalten. Meist sind es Zellreihen, an deren Basis auch Längsteilungen auftreten können; sie stimmen also mit den Jugendstadien der obenerwähnten „paleae“ der Sporophyten überein.

Diese Borsten entsprechen in ihrer Ausbildung durchaus denen, welche z. B. bei Hemitelia capensis (deren Prothallien ich früher kultivierte) zuerst auf der Unterseite auftreten. Es bilden sich auch hier zunächst Zellreihen, später solche, deren Basalzellen längs geteilt sind, erst später treten eigentliche Zellflächen auf. Loxsoma bleibt also auf einem Stadium der Borstenbildung stehen, das bei Hemitelia capensis als Durchgangsstadium auftritt.

Wie bei den Cyatheaceen können auch bei Loxsoma die Borsten an frühzeitig Embryonen bildenden Prothallien fehlen. Andererseits waren an einem jungen Prothallium, welches noch keine Archegonien angelegt hatte, ausnahmsweise schon zwei Borsten vorhanden, an einem anderen fanden sich solche auch auf der Oberseite.

Bei keiner Gleicheniacee oder Schizaeacee sind solche Borsten bekannt, sie sind beschränkt auf die Cyatheaceen und treten nur selten (als Ausnahmen) auch bei einzelnen Polypodiaceen auf.

Die Cyatheaceen haben an ihrem Antheridium meist eine geteilte Deckelzelle. Solche traf ich nur dreimal an zwei der untersuchten Prothallien an. Eins trug ein besonderes kräftiges Antheridium, das andere zwei. An den anderen Prothallien war eine Teilung nicht wahrzunehmen. Nach den Untersuchungen von Schlumberger[1]) ist die Verschiedenheit der Antheridien der Cyatheaceen und der Polypodiaceen eine kleinere, als man früher annahm, immerhin können wir sagen, daß der Antheridienbau von Loxsoma von dem der Polypodiaceen nicht wesentlich abweicht. Nur Untersuchung eines größeren Materiales wird entscheiden können, ob gelegentlich eine Teilung der Deckelzelle vorkommt, oder ob die Prothallien, an welchen diese beobachtet wurden, einem anderen Farn angehören. An sich ist ein Schwanken in der Ausbildung der Deckelzelle durchaus nicht unwahrscheinlich, denn auch andere Eigenschaften des Cyatheaceenprothalliums gehen durch Reduktion in die des Polypodiaceenprothalliums über. Und bei Woodsia schwankt die Ausbildung der Deckelzelle innerhalb der Gattung, bei W. obtusa ist sie geteilt, bei W. ilvensis nicht.

---

1) O. Schlumberger, Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung Woodsia und verwandter Arten zu beiden Familien. Flora 1911, Bd. CII.

Jedenfalls schließen sich die Prothallien von Loxsoma an die der Cyatheaceen-Polypodiaceenreihe an.

Eine biologische Eigentümlichkeit der Prothallien darf nicht unerwähnt bleiben. Es ist die, daß alle untersuchten Prothallien von einem Pilze bewohnt waren, den man, da ungegliederte Hyphen vorlagen, wohl zu den Phycomyceten rechnen darf. Farnprothallien mit regelmäßiger Pilzinfektion habe ich früher mehrfach, so für Hymenophyllum [1]) und Polypodium obliquatum, erwähnt, auch von anderen ist dies später geschehen. Die Infektion ist aber in diesen Fällen eine im wesentlichen auf die Rhizoiden beschränkte. Bei Loxsoma ist sie eine viel weitergehende. Auch tritt sie schon sehr früh ein. Es wurden wiederholt junge Prothallien beobachtet, welche schon im Keimfaden Pilzhyphen zeigten. Zweifelsohne waren diese durch das erste Rhizoid eingedrungen. Man sieht die Rhizoiden oft von Pilzfäden umsponnen und diese setzen sich weit in das Substrat fort. Von den Rhizoiden gelangen die Pilzhyphen in die Prothalliumzellen. Man erkennt schon an ganz jungen Prothallien die infizierte Region dadurch, daß sie als ein manchmal knöllchenförmiger Vorsprung über die Unterseite der Prothallien hervorragt, und an ihrer Farbe. Der Zellinhalt erscheint dichter als bei den anderen Prothallienzellen, die Zellwände nehmen oft eine gelblich-braune Farbe an. Die Infektion ist indes beschränkt auf eine bestimmte Zone des Prothalliums, die später hinter dem Archegonien-tragenden Polster sich befindet. Nie sah ich den Pilz in dieses selbst eindringen.

Ob der Pilz ein harmloser Parasit ist, oder den Prothallien Nutzen bringt, läßt sich nach Untersuchung von totem Material natürlich nicht entscheiden. Aber das frühe Eindringen des Pilzes, und seine Ausdehnung im Prothallium läßt den Verdacht einer „Symbiose“ als naheliegend erscheinen. Wenn man bedenkt, daß manche Farnsporen trotz aller Vorsichtsmaßregeln bis jetzt nicht zum Keimen zu bringen waren, so kann man dies vermutungsweise damit in Verbindung bringen, daß vielleicht, wie bei den Orchideenkeimpflanzen der Reiz eines symbiontisch lebenden Pilzes notwendig ist, der in den Kulturen fehlte. Auch chlorophyllose, saprophytisch lebende Prothallien sind bei Farnen vielleicht vorhanden, es wäre z. B. bei Dipteris, deren Prothallien ganz unbekannt sind, darnach zu suchen.

---

1) Goebel, Morphologische und biologische Studien. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1887, Vol. VII, pag. 102.

H. Campbell, The prothallium of Kaulfussia and Gleichenia (Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1908, Vol. VIII) fand regelmäßige Pilzinfektion bei Kaulfussia (und anderen Marattiaceen) und Gleichenia.

Die Beschaffenheit des Prothalliums zeigte uns, daß keine Übereinstimmung mit dem der Hymenophyllaceen vorliegt, also die Auffassung von Mettenius u. a. über die Zugehörigkeit von Loxsoma zu diesen nicht zutrifft. Die Ähnlichkeit der Sorusbildung von Loxsoma mit der der Hymenophyllaceen war die Ursache, daß man sie mit letzteren in Verbindung brachte. Indes ist, wie unten weiter ausgeführt werden soll, das becherförmige Indusium auch bei Cyatheaceen vorhanden. Namentlich sind die Unterschiede des Loxsoma-Sorus von dem von Thyrsopteris, das zweifellos zu den Cyatheaceen gehört, nicht erheblich, und auch mit anderen Cyatheaceen bestehen Anknüpfungspunkte. So mit denen, bei welchen das Indusium aus zwei ungleichen Hälften besteht. Ein Querschnitt (Fig. 6, II) durch das Indusium von Loxsoma zeigt nämlich deutlich, daß es nicht radiär ist; man kann eine etwas derbere und längere obere Hälfte von einer etwas kürzeren unteren unterscheiden, wie dies — nur in gesteigertem Maße — bei Cibotium, auch bei Dennstaedtia u. a. der Fall ist.

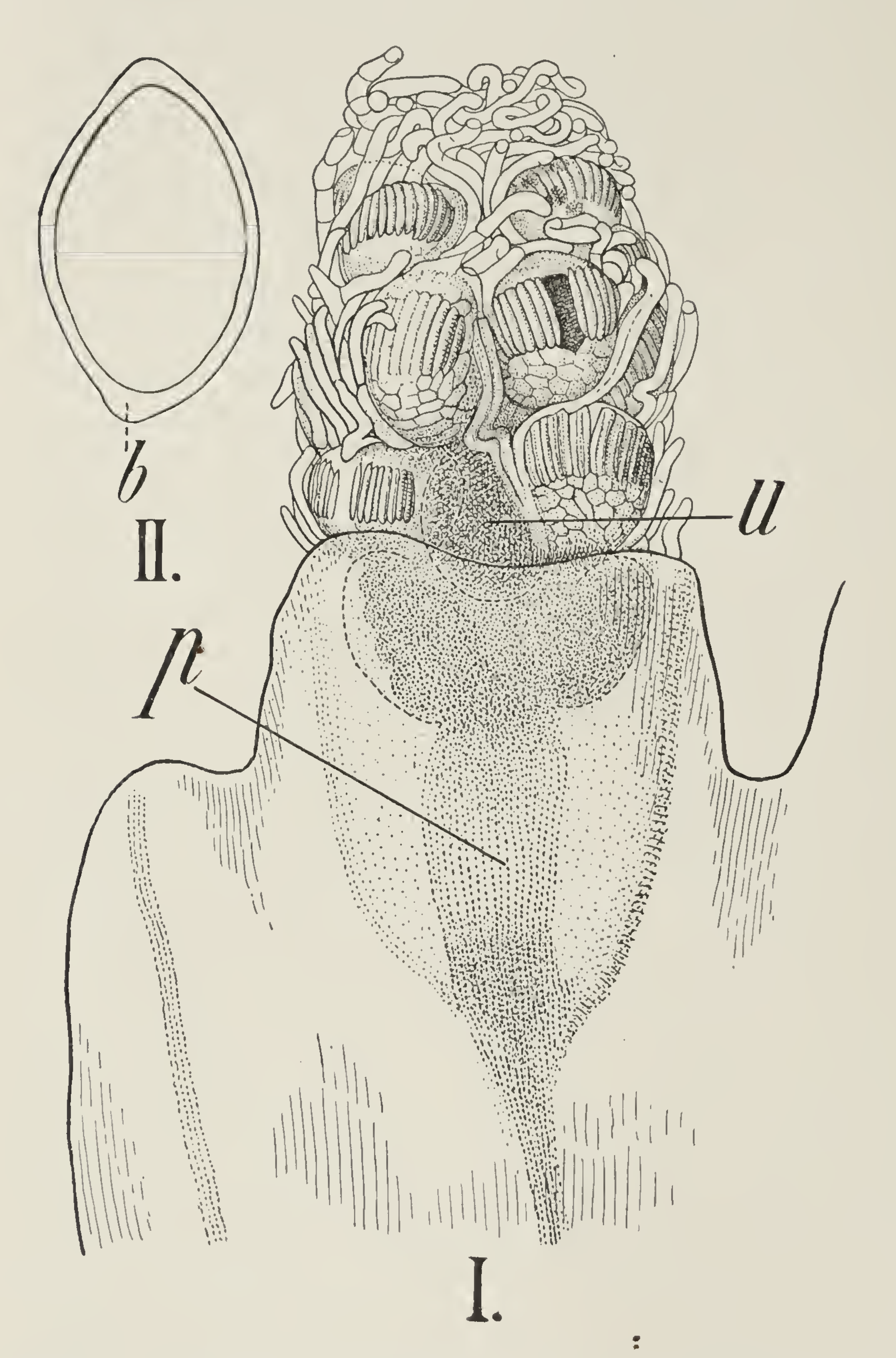


Fig. 6. Loxsoma Cunninghami. I. Sorus (ca. 35 mal vergrößert) mit geöffneten Sporangien. Der untere Teil der Placenta (*p*) schimmert durch das Indusium durch. *u* ein unreifes verkümmertes Sporangium. — II. (Etwas schwächer vergrößert.) Querschnitt durch den oberen Teil eines Indusiums. *b* die Stelle, an welcher es weiter unten in den Blattrand übergeht.

Auch Bower[1]) hält die Übereinstimmung mit den Hymenophylleen für keine große.

„The affinity with the Hymenophyllaceae is also unmistakable, though probaby not so close as has often been assumed; against it are the texture of the leaf, the mode of dehiscence, the structure of the sporangium and the low output of very large spores . . . ." Wenn aber Bower weiter sagt: „The sporangium and its annulus and dehiscence point clearly towards the Gleicheniaceae and Schizaeaceae", so möchte ich mich dieser Ansicht nicht anschließen.

Zunächst wird wohl kaum eine Meinungsverschiedenheit darüber bestehen, daß das Loxsoma-Sporangium einen reduzierten Ring hat. Wenn man die Sporangien von außen betrachtet (Fig. 6, I), fällt eine auf der Außenseite befindliche Reihe langer Zellen (deren Wände gebräunt sind) auf. Es ist aber längst bekannt, daß diesem Teil des „Ringes" nach unten hin sich Zellen anschließen, welche als rudimentäre Fortsetzung des Ringes zu betrachten sind; gelegentlich trifft man unter diesen Zellen auch noch solche mit etwas verdickten Seitenwänden an (Fig. 7, I. A_1). Daß diese Ausbildung mit der Gestalt und der dichten Aneinanderlagerung der Sporangien zusammenhängt, scheint mir zweifellos. Es bleibt nur eine verhältnismäßig kleine Zone des Ringes ganz frei (Fig. 6, I.), die aus den stark vergrößerten Zellen besteht, während die anderen gedeckten Ringzellen eine Rückbildung erfahren.

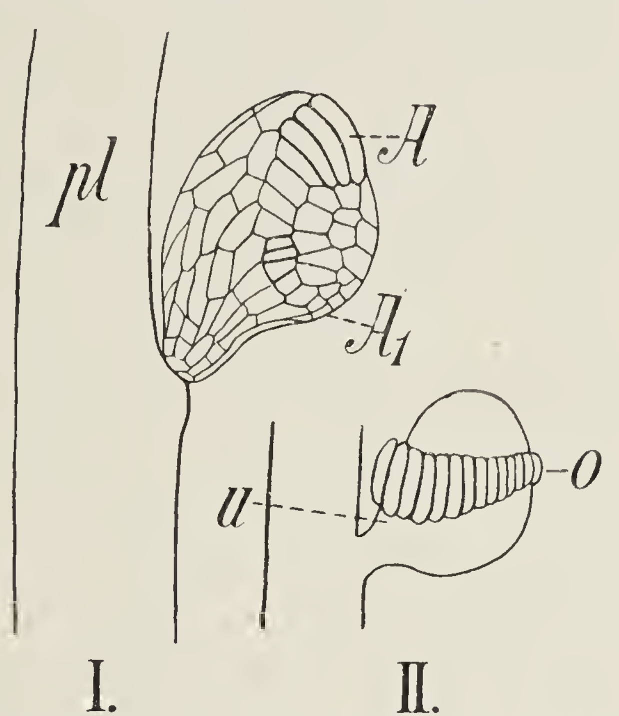


Fig. 7. I. Seitenansicht eines Sporangiums von Loxsoma mit einem Stück der Placenta (*pl*). *A* der ausgebildete, A_1 der reduzierte Teil des Annulus. II. (Schematisch) ein Gleichenia-Sporangium in gleiche Stellung gerückt wie das von Loxsoma.

Die Ähnlichkeit mit Gleichenia hat man teils in der Orientierung des Ringes, teils in der Art und Weise, wie die Öffnung erfolgt, finden wollen.

In letzterer Beziehung scheinen mir aber die Verschiedenheiten größer zu sein, als die Ähnlichkeiten.

Letztere fand man darin, daß die Sporangien sich durch einen Längsriß öffnen. Dieser liegt bei Gleichenia auf der dem Sporophyll

1) Studies, a. a. O. p. 50.

abgekehrten Seite[1]) und der Ring bleibt hier gewöhnlich ganz. Bei Loxsoma aber reißt der Ring gewöhnlich annähernd in seiner Mitte entzwei und löst sich auch oft von der Sporangienwand ab, so daß an dieser Stelle ein Loch entsteht, aus welchem die Sporen herausfallen können. Einen regulären Längsriß wie bei Gleichenia habe ich bei Loxsoma trotz Untersuchung zahlreicher Sporangien nie gesehen. Bower sagt: „The longitudinal slit of dehiscence traverses the distant part of the annulus, following the median plane of the sporangium, and may extend some distance down the peripheral side of the Sporangium". Er zitiert dabei eine Abbildung von Bauer. Wenn auch eine solche Öffnungsart gelegentlich vorkommt, so ist es doch nicht normal so. Und die Orientierung des Sporangiums ist meiner Ansicht nach eine andere als bei den Gleicheniaceen. Es tritt dies hervor, wenn man sich ein Gleicheniaceen-Sporangium in derselben Lage denkt wie das Loxsoma-Sporangium (Fig. 7, II). Man sieht daraus, daß der Ring auf der dem Sporophyll zugekehrten Seite entwickelt ist, bei Loxsoma aber mit der dem Sporophyll (resp. der Placenta) abgekehrten Seite. Der Ring ist bei den Gleicheniaceen annähernd quer zur Längsachse des Sporangiums, bei Loxsoma schief. Er stimmt viel mehr mit dem der Cyatheaceen überein, als mit dem von Gleichenia. Die Tatsache, daß der Ring von Loxsoma quer durchbricht, kann keine Übereinstimmung mit Gleichenia bedingen. Sie steht im Zusammenhang damit, daß der Ring hier überhaupt reduziert ist; eine Reduktion welche auch sonst z. B. bei Ceratopteris vorkommt.

Es kann der Loxsomaring von dem der Cyatheaceen abgeleitet werden, bei welchem die Dehiscenz ursprünglich quer, resp. schief zur Längsachse erfolgt. Cyatheaceen-Sporangien haben bekanntlich einen fast vollständigen, schief zur Längsachse des Sporangiums orientierten Ring[2]) mit seitlich liegendem Stomium. Denkt man sich an diesem nur die obersten Zellen als Ringzellen ausgebildet, die anderen alle rückgebildet, so erhält man im wesentlichen die Verhältnisse, wie sie bei Loxsoma vorhanden sind. Man könnte in manchen Fällen hier sogar noch daran denken, die ursprünglich als Stomium funktionierenden Zellen (die etwas verdickte Wände haben) zu erkennen, da vielfach der rudimentäre Teil des Ringes auf einer Seite (der Stomiumseite) weniger differenziert ist als auf der anderen. Indes ist dies bei

---

1) Vgl. z. B. Goebel, Organographie, pag. 763, Fig. 507, III.

2) Diese Sporangien sind dorsiventral, aber asymmetrisch, sie haben eine vordere und hintere Seite und eine rechte und linke, die jeweils verschieden sind.

der Unregelmäßigkeit, mit der im reduzierten Teil des Annulus noch Verdickungen auftreten, zweifelhaft.

Eine solche Reduktion des Annulus konnte eintreten, weil die Sporangien auf der Placenta über die Blattfläche herausgeschoben werden; die Sporen können durch das Loch in der Sporangienwand leicht herausgeschüttelt werden.

Die oben gemachte Annahme, daß bei Loxsoma ein modifizierter (rückgebildeter) Cyatheaceenring vorliege, erhält nun ferner eine große Unterstützung dadurch, daß in Loxsomopsis eine Gattung vorliegt, an deren Verwandschaft mit Loxsoma wohl nicht zu zweifeln ist, deren Sporangien aber einen Ring haben, der im wesentlichen dem der Cyatheaceen entspricht, nur etwas weniger schief verläuft und sich dadurch dem der Polypodiaceen annähert. Zwar ist von Loxsomopsis die Sproßgestaltung und Anatomie nicht bekannt, aber der Sorus stimmt, namentlich auch betreffs der Haarbildungen an der Placenta so sehr mit dem von Loxsoma überein, daß wir an einer Verwandtschaft der beiden Formen vorläufig wohl nicht zweifeln dürfen. Christ[1]) sagt: Loxsomopsis costaricensis ist eine uralte Reliktenform, die sich in etwas anderem Aufbaue und anderem Sorus in Loxsoma Cunninghamii Neuseelands wiederholt . . . Das Sporangium, das bei Loxsoma an Gleichenia oder Schizaea mahnt, ist mehr mit Cyathea vergleichbar" [1]). Letzteres gilt aber, wie oben auszuführen versucht wurde, auch für Loxsoma. Loxsoma ist als von der Cyatheaceengruppe abgeleitet zu betrachten. Die Sporangien erschienen uns als stark reduzierte. Loxsoma ist also eine der von den Cyatheaceen ausstrahlenden zu den Polypodiaceen überleitenden Formen, wie sie mehrfach auftreten. Es sei erinnert an Dennstaedtia, Microlepia und die Woodsien[2]). Wenn wir dabei annehmen, daß die Geschlechtsgeneration der Polypodiaceen eine Reduktion erfahren habe, die sich im Ausbleiben der „Borsten" und dem Unterbleiben der Teilung der Deckelzelle äußert, so spricht dafür folgendes:

---

1) H. Christ, Die Pflanzengeographie der Farne, pag. 288. In seiner oben zitierten Abhandlung über Loxomopsis (a. a. O. pag. 396) sagt Christ, daß Loxomopsis ein Polypodiaceensporangium aufweise, gemeint ist aber nach dem vorhergehenden wohl ein Sporangium, welches dem der Polypodiaceen näher steht, als das von Loxsoma.

2) Vgl. betr. dieser Schlumberger, a. a. O. und Bower, Studies in the phylogeny of the Filicales II. Ann. of bot. 1912, Vol. XXVI. (Letztere Abhandlung erschien, nachdem das Manuskript der vorliegenden schon abgeschlossen war; es wird in Anmerkungen auf sie verwiesen.)

1. Die Bildung der Borsten kann auch bei den Cyatheaceen-Prothallien unterdrückt werden, wenn die Embryobildung vor der Borstenbildung eintritt.

2. Sie tritt (wie ich früher beobachtete und Schlumberger beschrieb) bei Woodsia obtusa noch in rudimentärer Weise auf.

3. Auch in der Bildung des Deckels der Antheridien sind die Prothallien der Polypodiaceen meist einfacher als die der Cyatheaceen, indem die Teilung der Deckelzelle meist unterbleibt, doch kann dies offenbar auch schon bei Cyatheaceen eintreten, wenigstens erwähnt Bauke einen derartigen Fall für Hemitelia spectabilis[1]).

4. Auch die bei manchen Cyatheaceen normal eintretende Verzweigung der Prothallien[2]) ist eine Eigentümlichkeit, die bei Polypodiaceen nur gelegentlich noch auftritt.

Loxsoma ist eine der Formen, welche, wie wir sahen, in der Prothallienbildung den Übergang zwischen Cyatheaceen und Polypodiaceen vermitteln.

Es ist wahrscheinlich, daß solche auch sonst vorkommen, z. B. bei den Dennstaedtiineen, deren Prothallienbildung aber meines Wissens nicht näher bekannt ist. Die kriechende Sproßachse von Loxsoma kann kein Grund sein, sie von den Cyatheaceen zu entfernen. Haben diese auch meist radiäre, orthotrope Sprosse, so kommen doch auch Arten mit kriechenden Achsen vor. Als solche führt Bower in seiner neuesten Arbeit Alsophila blechnoides und Lophosoria pruinata an, bei letzterer wird der Stamm später aufrecht. Bower meint sogar, daß der orthotrope Stamm der Cyatheaceen ein sekundärer Charakter sei (a. a. O. pag. 293).

Die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Sporophyten von Loxsoma stimmen mit den aus Beobachtung des Prothalliums gewonnenen Resultaten überein. Gwynne-Vaughan[3]) findet, daß die deutlichste Übereinstimmung besteht mit den „Dennstaedtinae", also einer gleichfalls den Cyatheaceen sich nahe anschließenden Gruppe, während er den Vergleich mit Gleichenia und den Hymenophylleen als einen bezeichnet, der von einer „zu spekulativen Natur sei, um mit der ausgesprocheneren Verwandtschaft mit den Dennstaedtinae in Wettbewerb treten zu können", Tatsächlich liegt, wie wir oben sahen, kein

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. X, pag. 71.

2) Vgl. z. B. die Figuren Bauke's von Hemitelia Gigantea, Beilage zur bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII, Taf. 6. Goebel, Organographie, pag. 412, Fig. 274.

3) Gwynne-Vaughan, Observations on the anatomy of solenostelic ferns. I Loxsoma. Ann. of bot. 1901, Vol. XIV.

Grund vor, Gleichenia in nähere Verwandtschaft mit Loxsoma zu setzen und für die Hymenophyllaceen gilt im Grunde dasselbe, wenn sie auch den Cyatheaceen näher stehen, als den Gleicheniaceen.

Wenn wir also Loxsoma auch nicht, wie dies in dem Lotsy'schen[1]) Stammbaum geschehen ist, als eine der „Mütter" betrachten können, von denen die Cyatheaceen, Dicksonieen und Hymenophyllaceen ausstrahlen, sondern sie bezüglich ihres Sporangienbaues als eine reduzierte Form auffassen, so bleibt die Gruppe der Loxsomaceen doch nach wie vor eine der merkwürdigsten unter den vielgestaltigen Farnen.

II.

Die Sorusbildung innerhalb der Gruppe der Cyatheaceen ist eine sehr lehrreiche, weil sie sich in Reihen anordnen läßt, die in ähnlicher Weise bei Polypodiaceen wiederkehrt.

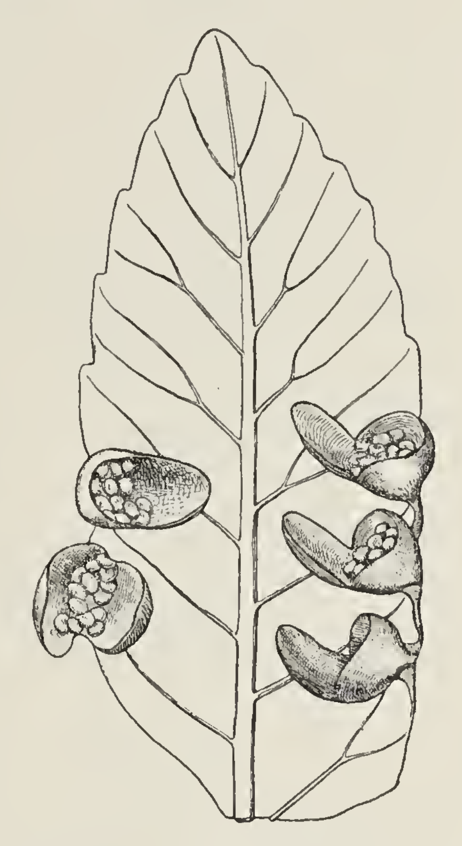


Fig. 8. Blattfieder von Cibotium Schiedei mit fünf randständigen Soris, die untere Klappe des Indusiums zurückgeschlagen (ca. 5 mal vergrößert).

Wir können ausgehen von Thyrsopteris. Hier ist das Indusium becherförmig, nur am Anfang fand Bower eine schwache Andeutung zweilippiger Entstehung; es kann als annähernd radiär bezeichnet werden. Die Placenta geht aus dem Blattrand hervor, ebenso wie dies bei den Hymenophylleen der Fall ist. Wir sehen dann, daß das Indusium mehr und mehr dorsiventral und die Placenta stark verbreitert wird. Weiter bildet sich das Indusium immer mehr zweilippig aus, und der Sorus wird auf die Blattunterseite „verschoben". In der Gruppe der Cyatheaceen sind also die mit randständigem Sorus (mit becherförmigem oder zweiklappigem Indusium) versehenen wohl (was die Sorusbildung anbetrifft) als die primitiveren anzusehen. Ihnen zunächst stehen dann die Hemitelien mit dorsalem Indusium, dessen Herumgreifen um den Sorus bei Cyathea als ein abgeleiteter Vorgang erscheint. Ich halte es deshalb für nicht zweckmäßig, die Cyatheaceen im engeren Sinne von den Cibotieen zu trennen, denn die „Verschiebung" der Sorus-Sporangien auf die Unterseite ist ein Vorgang, der in verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederkehrt, und deshalb nicht als systematisch besonders wichtig betrachtet werden kann. Nahe verwandte Formen können sich verschieden ver-

1) J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte 1909, Bd. II, pag. 664.

halten[1]): bei Aneimia sind die Sporangien randständig, bei Trochopteris (die vielfach generisch mit A. vereinigt wurde) flächenständig. Dabei finden sich alle möglichen Übergänge. Schon bei Cibotium (Fig. 8) sind die beiden Indusiumklappen verschieden. Die untere wird braun, stirbt ab und biegt sich weit nach außen zurück, die obere bleibt grünlich, sie hat im wesentlichen die Struktur der Blattspreite und verändert sich nicht. Denkt man sich die obere Klappe (Fig. 9 *Jo*) ganz mit dem Blattrand vereinigt (oder, wie dies unten für Davallia dissecta anzuführen sein wird, in diesen auswachsend), so kommt das Verhalten von Microlepia zustande (Fig. 9). In etwas anderer Weise geschieht die „Verschiebung" bei Saccoloma, da sie meist unrichtig angegeben wird, sei sie kurz erwähnt.

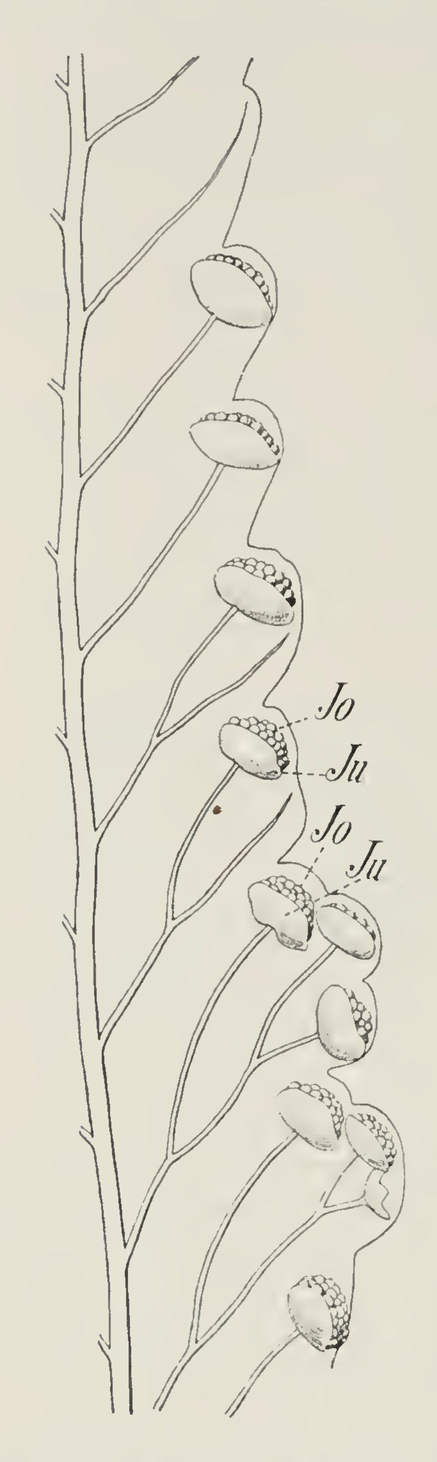


Fig. 9. Mikrolepia platyphylla. Stück einer Blattfieder mit Soris (vergrößert). *Jo* oberer, mit der Blattfläche vereinigter Teil des Indusiums, *Ju* unterer Teil.

Saccoloma ist eine Gattung, welche den Davallien angegliedert wird. Tatsächlich lassen sich die Sorusverhältnisse auch leicht von denen bei Davallia oder Microlepia ableiten. Es soll hier nur auf S. elegans hingewiesen werden. Bei Christ[2]) ist eine Zeichnung von Kunze wiedergegeben, nach welcher die Sori auf der Unterseite des Blattes am Ende eines Nerven sitzen würden, der äußere Teil des Indusiums soll aus dem „etwas vertieften Blattrand" gebildet sein. Eine ganz ähnliche Zeichnung findet sich auch in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (Fig. 113 *B*); es soll hier der Blattrand „kaum modifiziert sein". Diese Figuren und Schilderungen treffen aber nicht zu. Was als „kaum modifizierter Blattrand" bezeichnet wird, ist zusammengesetzt aus den einander berührenden äußeren Klappen der zweiklappigen Indusien. Diese äußeren Klappen (Fig. 10 *Ja*) sind größer als die inneren. Man sieht die einzelnen Sori aber deutlich abgegrenzt durch eine leistenförmige Erhöhung, so daß über die oben gegebene Deutung kein Zweifel obwalten kann, um so weniger,

1) Vgl. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen II, 1881. Goebel, Organographie, pag. 676.

2) Christ, Farnkräuter der Erde, pag. 303.

als die äußeren Indusien zwischen den Erhöhungen vielfach deutlich über den Rand sich vorwölben. Am auffallendsten tritt dies bei einzeln stehenden Soris hervor, bei ihnen kann man die Zugehörigkeit des äußeren Indusiumstückes zum inneren ohne weiteres erkennen. Das Verschmelzungsprodukt der äußeren Indusien als „Blattrand" zu bezeichnen, ginge nur dann an, wenn dieses Gewebe anatomisch mit dem übrigen Blatt übereinstimmen würde. Dies ist indes nicht der Fall, auch Spaltöffnungen fehlen hier ganz. Wohl aber können wir uns

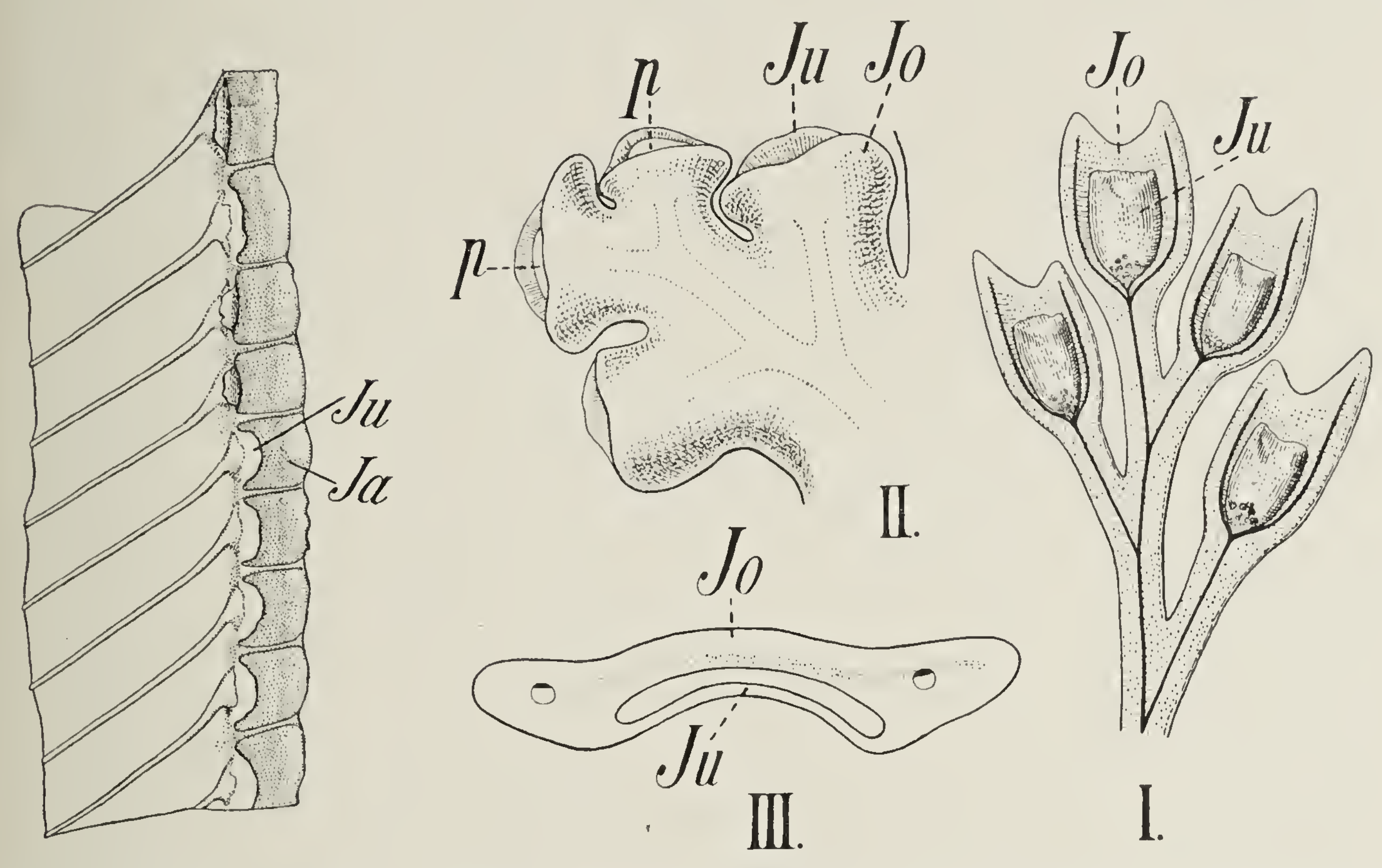


Fig. 10. Saccoloma elegans. Stück einer Blattfieder mit Soris, an denen die Sporangien entfernt sind, um die Indusien deutlicher hervortreten zu lassen.

Fig. 11. Davallia dissecta J. Sm. I. Stück eines fertigen Blattes mit vier Soris. Die obere Indusienwand (*Jo*) ist wie die Blattfläche ausgebildet; *Ju* unterer Teil des Indusiums. II. Stück eines jungen Blattes mit vier Soris, an deren Placenta (*p*) — welche bei zweien sichtbar ist — noch keine Sporangien aufgetreten sind. III. Querschnitt durch ein Indusium, in welches zwei Leitbündel eintreten, deren Gefäßteile dunkel gehalten sind.

leicht vorstellen, wie tatsächlich aus einem solchen Verschmelzungsprodukte ein wirklicher Blattrand hervorgehen kann; das innere Indusium bleibt dann allein übrig und wir erhalten einen Sorus, welcher dem von Nephrolepis davalloides entspricht. Daran schließen sich andere dann leicht an.

So die von Prosaptia zu den Davallien führende Reihe. Prosaptia contigua[1]) sammelte ich vor Jahren in Ceylon; die tetraedrischen

1) Sowohl Christ (Die Farnkräuter der Erde, p. 305) als auch Diels (Natürliche Pflanzenfamilien I, 4, pag. 212) schreiben diesem Farn ein „aufrechtes Rhizom" zu. Ich fand es dorsiventral mit den Blattbasen auf der Oberseite, den Wurzeln auf der Unterseite.

Sporen sind, wie früher mitgeteilt, dadurch von Interesse, daß sie schon innerhalb der Sporangien zweizellig werden. Das becherförmige Indusium ist auf der Ober- und der Unterseite annähernd gleich dick, wenn auch die Unterseite etwas weniger massig ist; beide sind chlorophyllhaltig. Vergleichen wir damit Davallia dissecta J. Sm. (Fig. 11, I), so ist hier deutlich ein auf der Blattunterseite stehendes dünnhäutiges Indusium vorhanden, während der obere Teil durch die chlorophyllhaltige (auf der Unterseite auch Spaltöffnungen führende) Blattfläche gebildet wird, in welche zwei Leitbündel hineintreten (Fig. 11, I u. III).

Betrachtet man aber jüngere Stadien (Fig. 11, II), so sieht man, daß hier ein zweilippiges Indusium angelegt wird, dessen beide Lippen unten becherförmig zusammenhängen. Nur entwickeln sich der obere und der untere Teil des Indusiums recht ungleichartig: der obere verbreitert sich seitlich stark, und nimmt die Textur der Blattfläche an, der untere bleibt dünn und häutig. Die Übereinstimmung des oberen Indusiumteils mit der Blattfläche, spricht sich auch darin aus, daß rechts und links ein Leitbündel in ihm verläuft. Auch hier ist der Sorus von Anfang an stark verbreitert. Indes seiner Anlage nach stimmt er mit dem von Thyrsopteris, Cibotium u. a. überein. Es würde leicht sein, aus einem Sorus wie dem von Davallia dissecta auch den eines Asplenium abzuleiten. Indes sollte hier nur darauf hingewiesen werden, wie die Sori in den von den Cyatheaceen ausstrahlenden Gruppen miteinander verknüpft sind, sowie darauf, daß aus derselben Sorusanlage je nachdem entweder der untere becherförmige Teil des Indusiums oder die zwei Lippen (und zwar diese entweder gleichmäßig oder ungleichmäßig) stärker wachsen, im fertigen Zustand ein sehr verschiedenes Gebilde zustande kommt.

Es soll damit keineswegs gesagt sein, daß bei allen Farnen mit Sporangien auf der Blattunterseite derselbe Verschiebungsvorgang anzunehmen sei. Vielmehr beschränken wir die oben ausgeführte Annahme auf die mit Indusien versehenen Farne. Bei den Osmundaceen hat Osmunda, wie früher nachgewiesen wurde[1]), die Sporangien an den fertilen Blatteilen allseitig, Todea unterseitig. Es ist möglich, daß letztere Stellung durch Wegfall der Sporangien auf der Oberseite und am Rande zustande gekommen ist. Ähnliches mag auch für die Marat-

1) Vgl. Goebel, Entwicklungsgeschichte 1883, pag. 387. Es wurde dort auch betont, daß, wenn wenig Sporangien bei Osmunda vorhanden sind, sie auf der Unterseite des Sporophylls sitzen — eine Erscheinung, die mit der stärkeren vegetativen Entwicklung solcher Blätter in deutlicher Beziehung steht.

tiaceen gelten, nur daß wir hier keine lebende Form kennen, welche andere als unterseitige Sori besitzt.

Wer die nicht oder doch nur nebensächlich assimilierenden Sporophylle für die ursprünglichere Blattform (den Laubblättern gegenüber) hält, kann also derzeit folgende zwei Typen der „Verlaubung“ aufstellen:

1. Die Stiele der Sori werden flach und zu Blattflächen, die Indusien bilden sich ungleichmäßig aus, der obere Teil wird in die Blattfläche einbezogen, der Sorus dadurch auf deren Unterseite verschoben. Die Placenta wird reduziert (Cyatheaceen-Polypodiaceen = Leptosporangiatentypus).

2. Der die Sporangien tragende Teil des Sporophylls selbst wird flach und blattartig, die Sporangien bleiben nur auf der Unterseite erhalten (Osmundaceen-Typus); vielleicht auch gültig für andere Formen.

Hannig[1]) hat neuerdings darauf hingewiesen, daß auch die Ausbildung der Sporenhüllen für die Systematik von Bedeutung sei. Es sei deshalb erwähnt, daß nach seiner Darstellung die Cyatheaceen ebensowenig ein Perispor besitzen, als die Dennstaedtineen und Davalliaceen. Nur für die Aspleniaceen, Aspidiaceen und Acrostichaceen (mit Ausnahme von Chrysodium) ist ein solches nachgewiesen. Wenn auch, wie Hannig hervorhebt, die verhältnismäßig geringe Zahl der auf die Perisporienbildung untersuchten Farne nicht ausreicht, um die systematische Bedeutung der Perisporienbildung sicher zu stellen, so ist es doch sehr beachtenswert, daß die Cyatheaceen und die ihnen zunächst stehenden Farngruppen sich, was den Mangel eines Perispors betrifft, ebenso verhalten wie die Osmundaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen und die Eusporangiaten.

III.

Es mag dieser Anlaß benutzt werden, um des Verfassers Anschauungen über die Gliederung der Farne kurz darzulegen.

Die Bower'sche Einteilung der leptosporangiaten Farne in simplices, gradatae und mixtae stellt ein früher zu wenig beachtetes Verhalten der Sorusentwicklung in den Vordergrund. Die Beziehungen der „gradatae“ zu den „mixtae“ welche Bower selbst hervorhebt, sind aber offenbar so enge, daß sie nicht wohl voneinander getrennt und in besondere Gruppen untergebracht werden können. Ebensowenig

---

1) E. Hannig, Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen, nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora 1911, Bd. CIII, pag. 321.

wird sich die alte Einteilung nach dem Verlaufe des Ringes in „cathetogyratae“ (Polypodiaceen) und helicogyratae (Cyatheaceen, Hymenophylleen usw.) empfehlen. Denn diese beiden Gruppen stehen sich so nahe, daß sie besser nicht getrennt werden. Cyatheaceen und Hymenophylleen sind als zwei divergierende Gruppen an den Anfang der der Reihe leptosporangiaten Farne zu stellen, welche ich als die mit „breviciden“ Sporangien bezeichnen möchte, im Gegensatz zu der Gruppe der „Longiciden“. An die Cyatheaceen schließen sich, wie oben mehrfach betont, die Polypodiaceen (im weitesten Sinne) unmittelbar an. Auch der anatomische Bau der Sporophyten bietet keinen Grund zur Abtrennung der Polypodiaceen von den übrigen. Der Gametophyt zeigt, wenn man z. B. die Fadenprothallien mancher Trichomanes-Arten vergleicht, mit den herzförmigen Prothallien der Cyatheaceen und Polypodiaceen scheinbar große Verschiedenheiten. Wie ich in einer Reihe früherer Arbeiten darzulegen versucht habe, bestehen indes Übergänge, speziell wenn wir die Gestaltung der Hymenophyllumprothallien mit denen der Vittarieen vergleichen, welche ihrerseits durch Formen wie Gymnogramme sich an die übrigen Polypodiaceen anschließen lassen. Betreffs des Antheridienbaues sei auf das oben Gesagte verwiesen.

Die Zusammengehörigkeit der Hymenophylleen-Cyatheaceen-Polypodiaceen, hat auch schon in älteren Farnsystemen ihren Ausdruck gefunden, es sind diejenigen Farne, welche Olaf Swartz (1806) als „gyratae“ Willdenow (1810) als Filices im engern Sinne bezeichnet hat, Prantl[1]) später (1892) als „Pteridales“. Diese Bezeichnungen sind wohl kaum als zweckmäßig zu betrachten, keine davon hat sich Eingang zu verschaffen gewußt. Denn es liegt kein Grund vor, mit Olaf Swartz den Ring der Cyatheaceen, Hymenophyllaceen und Polypodiaceen als einen „echten“ (gyratae), den der Gleicheniaceen, Schizaeaceen usw. als einen „unechten“ (spurii gyratae“) bezeichnen, während Marattiaceen und Ophioglossaceen als „agyratae“ zusammengefaßt wurden. Wenn dabei die „Gyratae“ als die typischen Farne betrachtet wurden, so war das offenbar dadurch bedingt, daß sie in Europa die häufigsten und deshalb der Untersuchung am ersten zugänglich waren. Prantl faßte die Schizaeaceen, Gleicheniaceen, Osmundaceen, Ophioglossen und Marattiaceen als „Osmundales“, die übrigen als Pteridales zusammen. In dieser Einteilung scheinen mir die eusporangiaten Farne (Marattia-

1) Prantl, Das System der Farne. Arbeiten aus dem Kgl. bot. Garten in Breslau 1892, Bd. I, Heft 1, pag. 1.

ceen und Ophioglosseen) den andern Gruppen zu nahe gerückt. Sie erscheinen uns heutzutage als die „primitiveren"; wenn ihnen auch die Osmundaceen nahe kommen, so halte ich die Einteilung in eusporangiate und leptosporangiate Farne doch immer noch für eine zweckmäßige. Die letzteren stellen offenbar eine Anzahl divergierender Reihen dar, in denen sich aber zwei Gruppen als aus verwandten Formen bestehend erkennen lassen. Man kann dies durch folgende Bezeichnungen ausdrücken:

Filices leptosporangiatae:

1. Sporangiis longicidis (die Sporangien öffnen sich mit einem Längsspalt) Osmundaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen.

2. Sporangiis brevicidis (die Sporangien öffnen sich mit einem schief oder transversal zur Längsachse gestellten Querspalt[1]) (Cyatheaceen, Hymenophyllaceen, Polypodiaceen).

Die erste Gruppe schließt sich an die eusporangiaten Farne am nächsten an. Diese und die sämtlichen übrigen Pteridophyten haben longicide Sporangien, wo sie, wie die Sporangien bei Lycopodium inundatum sich durch einen Querriß zu öffnen scheinen, läßt sich, wie früher[2]) gezeigt wurde, nachweisen, daß dies auf der „Verschiebung" eines Längsrisses beruht. Die Porenöffnung der Sporangien von Kaulfussia und Danaea aber ist offenbar nur eine Modifikation der longiciden Öffnungsart, wie sie auch sonst vorkommt. Es sei nur erinnert an die Porenkapsel bei Papaver. Die „typische" Öffnungsart der Rhoeadinenfrucht ist die, daß die Placentarteile der Fruchtblätter stehen bleiben, die dazwischen gelegenen Teile aber als Klappen sich loslösen; bei Papaver löst sich jeweils nur ein oberes kurzes Stück des Perikarps los und so entsteht eine Porenkapsel. So betrachte ich auch die „poricide" Öffnungsweise der Kaulfussia- und Danaea-Sporangien als eine Modifikation der longiciden, wie sie bei Angiopteris und Marattia vorhanden ist.

Wir können, wie mir scheint, auch die Beziehungen dieser Öffnungsweise zu der Lage der Sporangien erkennen. Bei Angiopteris sind die Sporangien des Sorus bekanntlich der Hauptsache nach frei, jedes einzelne Sporangium kann also zur Entleerung der Sporangien, nachdem es sich durch einen Längsriß geöffnet hat, eine Auswärtsbewegung seiner Wand ausführen, die sogar zu einer Sporenabschleuderung

1) Selbstverständlich kann dieser unter Umständen an sich länger sein als der Längsspalt der Longiciden, indes wird es kaum möglich sein, einen Namen zu finden, der ganz genau paßt.

2) Organographie, pag. 756.

führen kann. Bei Marattia sind die Sporangien zu einem „Synangium" vereinigt, eine Einzelbewegung der Sporangien ist nicht mehr möglich, aber da die Sporangien in zwei Reihen „verwachsen" sind, so kann jede Hälfte des Synangiums eine „Klaffbewegung" ausführen, welche die Sporenaussaat erleichtert. Bei Kaulfussia sind die Sporangien ringförmig verwachsen, es ist weder eine Auswärtsbewegung der Wand des (nicht gesondert hervortretenden) Einzelsporangiums, noch eine Klaffbewegung möglich. Die Sporangien öffnen sich nicht durch eine Längsspalte (die ja, wenn nicht eine besondere Einrichtung hinzutreten würde, sehr schmal wäre), sondern durch ein Loch am Scheitel. Ob die hier aufgestellte Reihe eine „phyletische" ist, muß ganz und gar dahingestellt bleiben, sie sollte nur zeigen, daß die poricide Öffungsweise sich umgezwungen der longiciden anschließen läßt, und daß zwischen ihr und der Lage der Sporangien im Sorus Beziehungen bestehen.

Auch der Gametophyt der longiciden Leptosporangiaten zeigt Beziehungen zu dem der Eusporangiaten, und zwar speziell im Bau der Antheridien. Die Antheridien der Marattiaceenprothallien öffnen sich durch eine Deckelzelle. Dasselbe ist der Fall bei denen der Osmundaceen, Gleicheniaceen und unter den Schizaeaceen[1]) bei Lygodium, während Aneimia und Mohria (die auch sonst unter sich verwandt sind) ihre Antheridien nach dem Polypodiaceen-Typus öffnen, also dieselbe, der hier vertretenen Ansicht nach auf Rückbildung beruhende, Erscheinung, wie wir sie oben für die Cyatheaceen-Reihe anführten.

Die Salviniaceen und Marsiliaceen wurden in der oben gegebenen Übersicht zunächst nicht berücksichtigt; bekanntlich hat das Leben im Wasser bei ihnen eine Reduktion der Sporangienausbildung insofern mit sich gebracht, oder ermöglicht, als sie keinen Ring besitzen. Auch die Antheridienstruktur gibt keine Anhaltspunkte; die Sorusbeschaffenheit nähert die Salviniaceen am meisten den am Anfang der breviciden Leptosporangiaten stehenden Gruppen (Hymenophylleen, Cyatheaceen), da indes sonst bis jetzt keine genügenden Anhaltspunkte vorliegen, um sie hier einzureihen, wird es zweckmäßiger sein, sie als besondere Gruppe beizubehalten.

---

1) Vgl. Heim, Flora 1896, Bd. LXXXII, p. 369.

Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel.**

XV. Die Homologie der Antheridien- und der Archegonienhüllen bei den Lebermoosen.

(Mit 15 Abbildungen im Text.)

Wenn man die Antheridien und die Archegonien miteinander vergleicht, so kommen in Betracht einmal der Gesamtaufbau dieser Organe, sodann ihre Anordnung an der Pflanze und endlich die Hüllen (im weitesten Sinne), mit denen sie bei den meisten Formen umgeben sind.

Die Homologie im Gesamtaufbau wurde früher erörtert[1]. Daß auch in der Anordnung, trotz mancher äußeren Verschiedenheit, doch eine prinzipielle Übereinstimmung besteht, suchte Verfasser bei Erörterung des sexuellen Dimorphismus[2] an einigen Beispielen zu zeigen. Die Frage nach der Bedeutung der „Hüllen" konnte dort aber nur kurz gestreift werden. Gerade sie bietet aber der vergleichenden Betrachtung Schwierigkeiten, denn in bunter Mannigfaltigkeit treten hier z. B. um die Archegonien Hüllen auf, von denen die einen schon vor der Befruchtung ausgebildet, die anderen aber in ihrer Weiterentwicklung oder selbst in ihrem ersten Auftreten von der Befruchtung abhängig sind.

Wie verhalten sich diese beiden Hüllen zueinander? Sind die nach der Befruchtung auftretenden Neubildungen, etwa wie die Marsupien vieler marsupiferer Lebermoose und das Pseudopodium von Sphagnum und Andreaea, oder läßt sich eine Beziehung zwischen diesen Hüllen und denen der Antheridien nachweisen?

Eine solche Beziehung wäre auch vorhanden, wenn es gelänge, nachzuweisen, daß die Hüllen der beiderlei Sexualorgane homolog sind, die Homologie aber dadurch verdeckt wird, daß die Entwicklung (oder Weiterentwicklung) der Archegonienhüllen an einen infolge der Befruchtung eintretenden Reiz gebunden ist.

Ist diese Annahme zutreffend, dann wäre damit nicht nur eine einheitlichere Auffassung der Gestaltungsverhältnisse erreicht, sondern

---

1) Goebel, Über die Homologie in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902, Bd. XC, pag. 27.

2) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biolog. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, Nr. 20, 21, 22.

auch ein weiterer Beitrag zur Erkenntnis der Homologie zwischen männlichen und weiblichen Sexualorganen gegeben. — Im folgenden sei deshalb die Frage kurz erörtert; bisher ist sie, soweit mir bekannt, nicht aufgeworfen worden.

Wir können in der Anordnung der Antheridien und der Archegonien zweierlei Fälle unterscheiden. In dem einen (A) ist sie für beiderlei Sexualorgane eine übereinstimmende, wobei aber die Hüllen beider verschieden sein können. Im andern Falle (B) ist sie eine verschiedene, und zwar derart, daß die Antheridien am Vegetationskörper zerstreut, die Archegonien in eine Gruppe zusammen geordnet sind [1]. Der letztere Fall ist, wie ich früher darzulegen versucht habe [2], biologisch leicht verständlich. Der morphologischen Deutung aber setzt er Schwierigkeiten entgegen.

A.

Es soll zunächst von einem, wie mir scheint, besonders lehrreichen Einzelbeispiel ausgegangen werden. Unter den von Dr. v. Lützelburg in Brasilien gesammelten Lebermoosen befand sich auch eine Fossombronia. Über diese Art sei zunächst einiges gesagt. Sie zeichnet sich namentlich dadurch aus, daß ihre Elateren sehr reduziert sind. Sie übertreffen an Länge oft nur wenig die Sporen (Fig. 1, A. B.), haben zwar einige ringförmige Verdickungen (nur zweimal sah ich auch Andeutungen spiraliger Verdickung), kommen aber für die Sporenaussaat offenbar gar nicht in Betracht. Man hat einige Mühe, die Elateren in den reifen Kapseln des aufgeweichten Materials überhaupt aufzufinden, so unscheinbar sind sie. In der unreifen Kapsel sieht man, daß sie wie die „Nährzellen“ von Corsinia noch in einem bestimmten Entwicklungsstadium Chlorophyll und Baumaterialien enthalten, welch letztere wahrscheinlich hauptsächlich für die Ausbildung der äußeren Sporenhüllen Verwendung

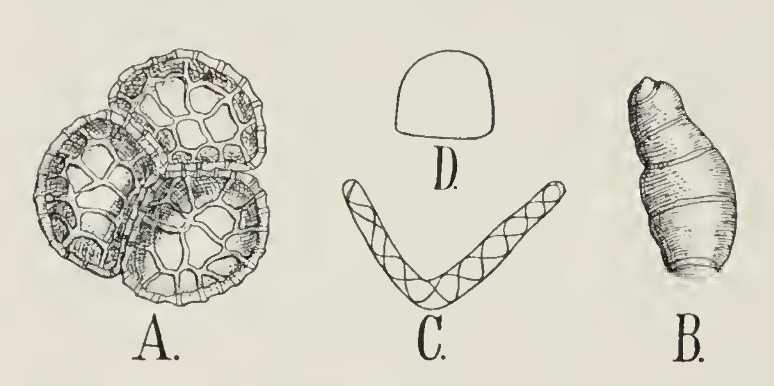


Fig. 1. A. Sporentetrade. B. Elatere von Fossombronia Luetzelburgiana (280 mal vergr.) C. und D. (schwächer vergrößert) Elatere und Spore (nur im Umriß gezeichnet) aus einer Kapsel von „F. pusilla“ (Wondrazecki aus Gottsche und Rabenhorst, Hep. Eur.)

1) Es sei dabei abgesehen von den Fällen, in denen, wie z. B. bei Scapania, nicht einzelne Antheridien, sondern Antheridiengruppen am Vegetationskörper auftreten.

2) Organographie, pag. 307.

finden. Erst kurz vor dem Öffnen der Kapseln treten die ringförmigen Verdickungen auf.

Mit diesem Stehenbleiben der Elateren steht in Verbindung das Kurzbleiben des Kapselstiels (Fig. 4); die Kapselwand zerfällt in Stücke wie bei anderen Fossombronien [1]), aber die Sporenverbreitung wird hier — neben der Verbreitung durch die Luft — wohl hauptsächlich durch Fortschwemmen bei Regen usw. erfolgen.

Da ich diese Fossombronia mit keiner der in Stephani's Species Hepaticarum beschriebenen Arten identifizieren konnte, mag sie als Fossombronia Luetzelburgiana bezeichnet werden. Sie unterscheidet sich schon durch ihre reduzierten Elateren ohne weiteres von der einzigen Art (F. brasiliensis), welche Stephani aus Brasilien anführt. Bei dieser sind die Elateren, über deren Länge (welche bei den Fossombronia-Arten stark zu variieren pflegt) nichts angegeben wird, „semper 3—4 spiri", also nicht mit ringförmigen Verdickungen versehen.

Fossombronia Luetzelburgiana n. sp. Dioica. Caulis ad 12 mm longus, angustus, postice productus. Folia quoad formam variabilia typica, apice truncata vel emarginata et duobus raro tribus dentibus unicellularibus (rarissime bicellularibus) instructa (Fig. 2). Margo folii papillas muciferas nonnullas gerit. Perianthia turbinata, uno latere aperta, interdum in tres partes fissa. Capsula brevissime pedicellata 875 μ longa, 812 μ lata, pedicellus 125 μ longus, Sporae reticulatim lamellatae 50 μ longae. Elateres brevissimi (40—65 μ longi) annulatim incrassati. Antheridia lacinia folium simulante tecta. Brasilia, Serra dos orgãos leg. Dr. Ph. v. Luetzelburg, 1911.

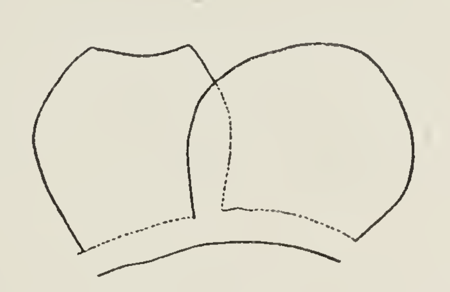


Fig. 2. Umriß zweier Blätter von F. Luetzelburgiana (schwach vergr.).

Die Rückbildung der Elateren ergibt sich aus dem Vergleich mit anderen Fossombronien. Diese besitzen wohl entwickelte, mit schraubenförmigen Verdickungsbändern versehene Elateren (Fig. 1, C.), welche an Länge innerhalb einer Kapsel beträchtlich variieren, aber die Sporen (Fig. 1, D.) an Länge stets bedeutend übertreffen. Wie bei F. pusilla früher gezeigt wurde [1]), bewegen sich die Elateren hier zwar beim Austrocknen lebhaft, schleudern aber die Sporen (im Gegensatz zu anderen Jungermanniaceen) nur in ganz unbedeutendem Maße ab. Die Rückbildung der Elateren war mir von erheblichem Interesse, weil darüber hier wohl kein Zweifel bestehen kann, während man bei Sphaerocarpus, Riella und Corsinia die „sterilen Zellen" lange für

---

1) Vgl. Goebel, Über Bau und Anlegung der Lebermoos-Elateren. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 32.

„primitiv“ gehalten hat. Wie ich im XIII. Abschnitt dieser Studien [1]) ausgeführt habe, liegen aber auch hier, speziell nach der Wiederauffindung von Monoselenium, überwiegende Gründe für die Annahme vor, daß es sich gleichfalls um eine Rückbildung handle. Diese Auffassung findet nunmehr eine Stütze dadurch, daß eine Elaterenrückbildung auch in der Jungermannieenreihe nachgewiesen werden konnte.

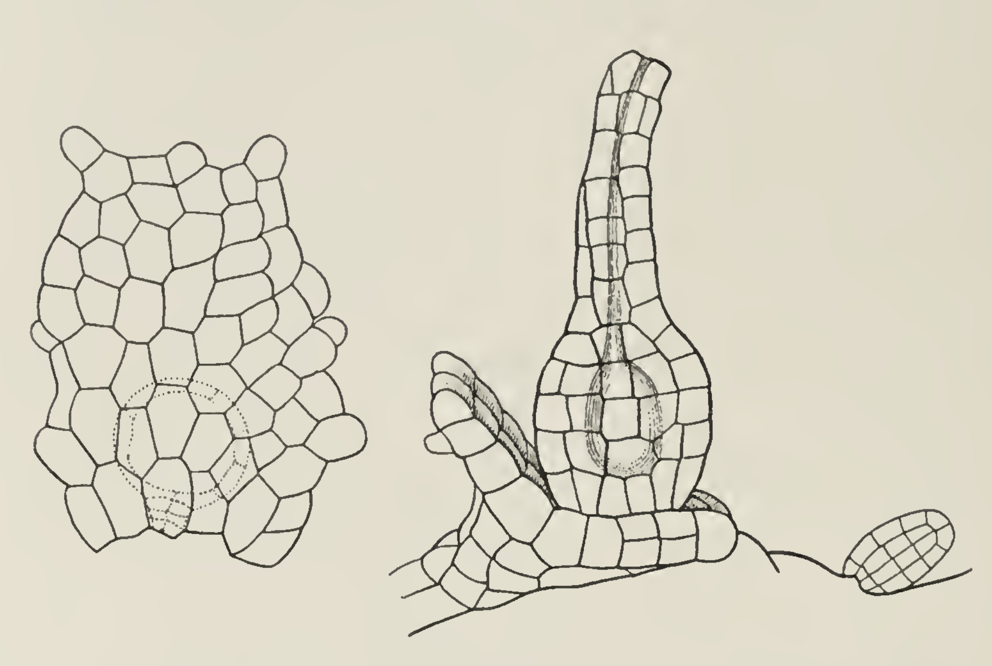


Fig. 3. Links: Eine Schuppe, in deren Achsel ein Antheridium steht, von hinten gesehen; die Umrisse des Antheridiums schimmern durch. Rechts (gegenüber der linken Figur um 90° gedreht): Archegonium mit jungem Embryo, das Perianth erhebt sich als eine einseitig angelegte, die Basis des befruchteten Archegoniums umgreifende Schuppe; rechts davon ein unbefruchtet gebliebenes Archegonium.

Foss. Luetzelburgiana ist diözisch. Die männlichen Pflanzen zeigen die Antheridien in den Achseln dorsaler Schuppen, welche hier besonders stark entwickelt sind (Fig. 3, links) und ganz den Eindruck kleiner Blätter machen. Jede Schuppe hat nur ein Antheridium in seiner Achsel.

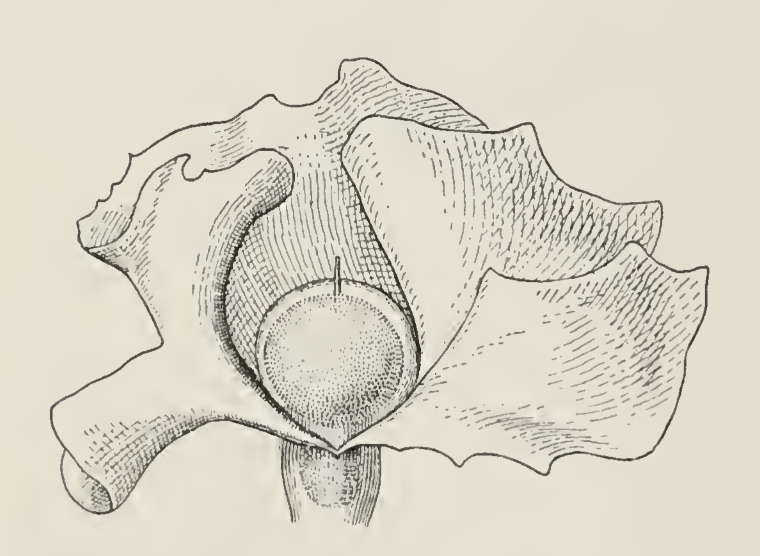


Fig. 4. Fast reife Kapsel mit Perianth von Foss. Luetzelburgiana (etwa 15 mal vergr.).

Die Archegonien stehen „pro more generis“ ohne Hülle auf der Rückenseite der Stämmchen, nur die befruchteten erhalten ein „Perianth“ (Fig. 4). Dieses zeigte hier in allen untersuchten Fällen eine Eigentümlichkeit, welche auch bei anderen Arten nach den Angaben von Leitgeb u. a. als Variante auftritt. Gewöhnlich ist das Perianth der Fossombronien glockenförmig ausgebildet (vgl. z. B. Fig. 164 in Goebel, Organographie). Bei der in Rede stehenden Art ist es einseitig geöffnet, meist auf der nach vorn sehenden Seite, aber gelegentlich auch auf der einer Blatt-

1) Flora 1910, Bd. 101, pag. 43 ff.

reihe zugewandten. Diese Öffnung wird, beiläufig bemerkt, das Herausschwemmen der Sporen erleichtern. Scheinbar stellt dieses Perianth eine Neubildung dar, wie es ja auch tatsächlich erst infolge der Befruchtung sich ausbildet. Sieht man aber seine Entwicklung näher an, so kommt man zu der Auffassung, daß es in seiner Stellung zum befruchteten Archegonium ganz übereinstimmt mit der der Schuppe zu dem Antheridium, welches in ihrer „Achsel" steht.

Fig. 3, rechts, zeigt deutlich, daß auch hinter dem befruchteten Archegonium sich eine schuppenförmige Zellenwucherung erhebt, die nur dadurch sich von der Antheridienschuppe unterscheidet, daß sie um das Archegonium herumgreift, und auf einer Gewebewucherung der

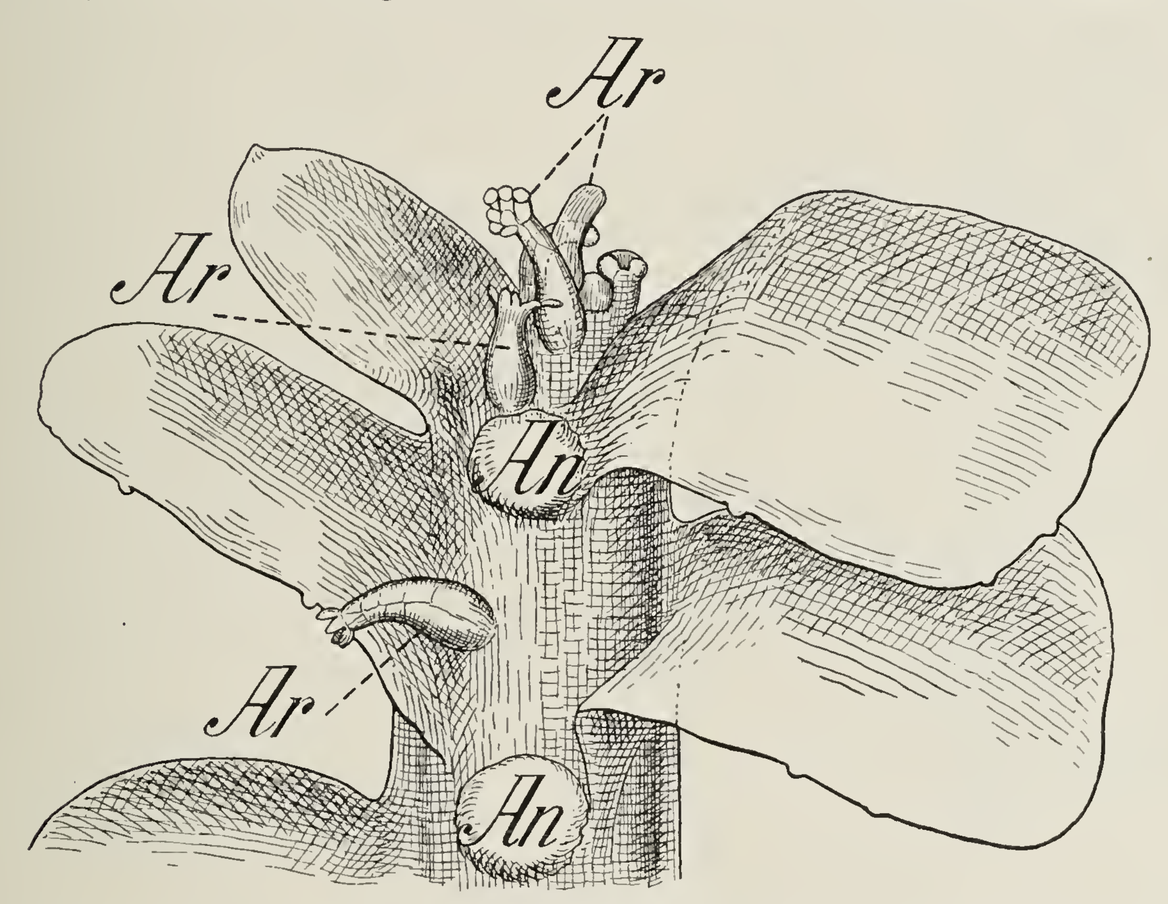


Fig. 5. Fossombronia sp. Ende eines Stämmchens, von oben gesehen; die Blätter künstlich auseinander gebogen. *An* entleerte Antheridien, *Ar* Archegonien. Diese stehen ursprünglich horizontal, richten sich dann auf und öffnen sich. Sie werden sehr frühzeitig im Scheitel angelegt. (Vergr.)

Sproßachse, in welche der Embryo sich einbohrt, emporgehoben wird. Namentlich bei schlechter ernährten Sporangien aber tritt der Charakter des Perianths als „postice" angelegte Schuppe sehr deutlich hervor, während er an besser ernährten mehr verdeckt sein kann. Es wäre aber ganz unzutreffend, zu sagen, das Perianth sei einseitig „aufgeschlitzt". Vielmehr ist es von Anfang an einseitig entwickelt, während es bei anderen Fossombronia-Arten als Ringwall zu entstehen scheint. Es ist leicht zu verstehen, wie durch Zurückbleiben des hinteren Teiles der Perianthanlage der Ringwall entstehen kann, den Leitgeb bei F. pusilla (Wondrazecki) beschreibt.

Meiner Auffassung nach sind also die Umhüllungen von Antheridien und Archegonien bei Fossombronia homologe Bildungen. Nur ist die Entwicklung des Perianths von der Befruchtung abhängig.

Daß bei manchen Fossombronia-Arten die Hüllen der Antheridien verkümmert sind, ist bekannt. Fig. 5 zeigt die Oberansicht einer in Algier gesammelten Fossombronia, welche monözisch ist. Die Antheridien (welche keine Hüllen besitzen) sind schon entleert. Sie stimmen in ihrer Stellung mit der der Archegonien überein, nur daß diese mehr der Mitte eines Blattes genähert sind. Dabei werden die Archegonien

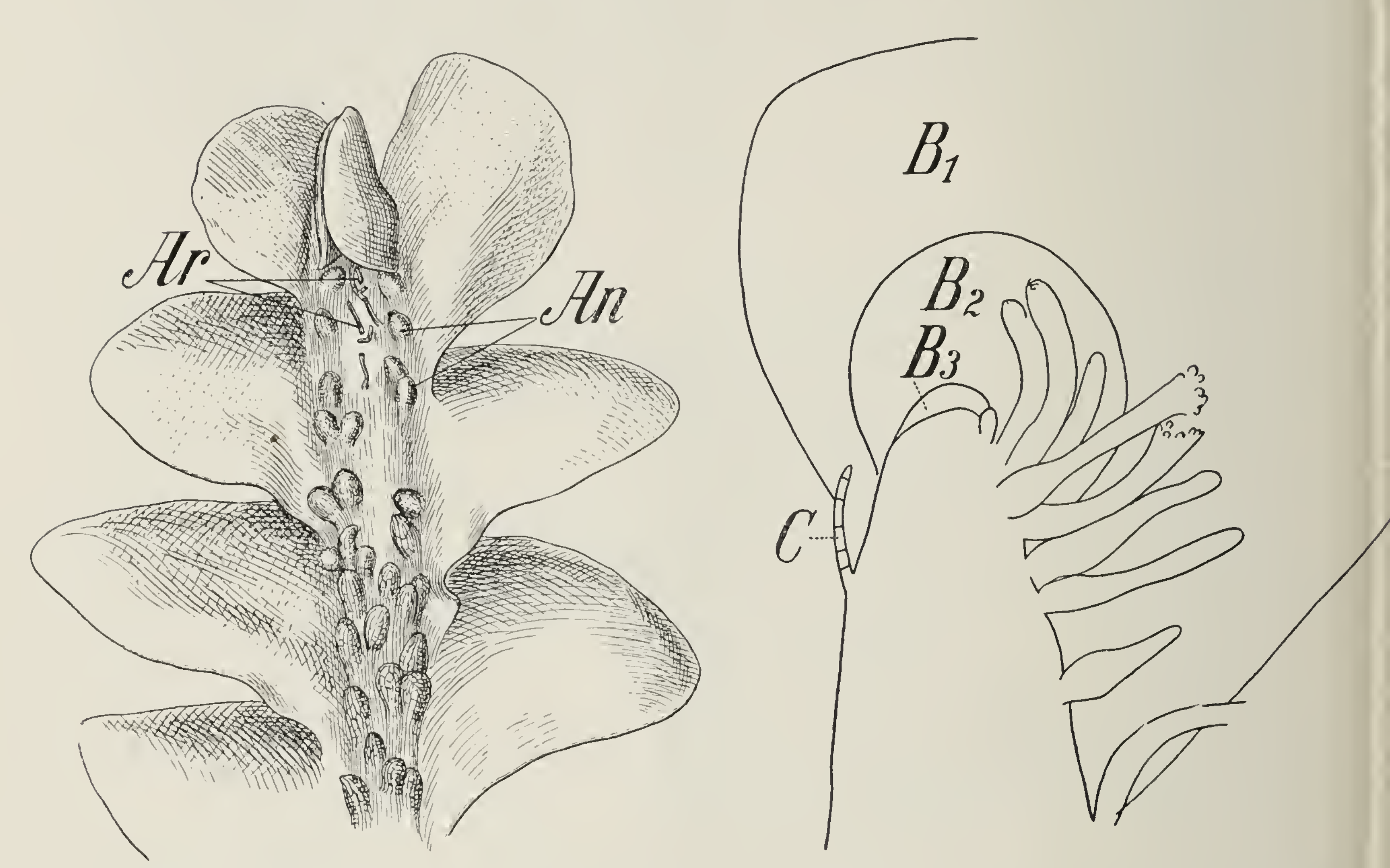


Fig. 6. Androcryphia. Links: Sproßende von oben (ca. 15 mal vergr.) *An* Antheridien, *Ar* unbefruchtet gebliebene Archegonien. Die Antheridien selbst sind eigentlich nicht sichtbar, sondern nur ihre über das Stämmchen vorspringenden Hüllen. Rechts: Längsschnitt durch ein Sproßende mit Archegonien, drei Blättern (B_1—B_3 in Flächenansicht) und einem Amphigastrium (*C*).

sehr frühzeitig am Scheitel angelegt, sie stehen anfangs horizontal und richten sich erst später auf. Es ist zu beachten, daß die Blätter in der Abbildung am Scheitel künstlich auseinandergebogen sind. Ursprünglich umhüllen sie dicht die Sexualorgane, und man wird kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß das Verkümmern der Antheridienhüllen namentlich bei den Formen eintritt, bei welchen die Antheridien ihre Entwicklung unter dem Schutze der Blätter zurücklegen[1]).

1) Von einer derartigen Fossombroniaform können auch die Verhältnisse der foliosen Formen abgeleitet werden; die Antheridien brauchen nur noch etwas mehr

Ganz analoge Erscheinungen treffen wir bei Androcryphia (Fig. 6). Von dieser Gattung konnte ich sowohl lebendes als totes Material, welches gleichfalls von Dr. v. Lützelburg in Brasilien gesammelt wurde, untersuchen[1]).

Bekanntlich gleicht die Gattung habituell Fossombronia, von der sie aber durch die Kapselstruktur bedeutend abweicht. Die Antheridien erschienen zeitlich vor den Archegonien, reifen aber ihre Spermatozoiden erst in ziemlich beträchtlicher Entfernung vom Sproßscheitel, wobei die Antheridienwand gelblich gefärbt erscheint. Mit dieser langsamen Entwicklung der Antheridien steht offenbar die Tatsache im Zusammenhang, daß jedes Antheridium von einer besonderen wallartigen Hülle umgeben ist, welche die lange frei auf der Oberseite des Stämmchens stehenden Antheridien schützend umhüllt. Es sei beiläufig bemerkt, daß die Spermatozoiden außerordentlich lang und dünn (schätzungsweise nicht breiter als 2 μ) sind. Die Archegonien haben keine besondere Hülle. Sie stehen mehr der Mittellinie der Stämmchen genähert[2]) und öffnen sich innerhalb der vor den muschelschalenförmig zusammenneigenden Blättern der Stammknospe gebildeten Umhüllung also früher als die Antheridien. Dabei ist der obere Teil des Archegonienhalses ziemlich deutlich als Öffnungskappe abgegrenzt. Ebenso wie bei Fossombronia entsteht um das befruchtete Archegonium eine Hülle, welche, wie Leitgeb nachgewiesen hat, von den Blättern ganz unabhängig ist. Ihre Entwicklung konnte ich nicht verfolgen, sie dürfte aber der von Fossombronia entsprechen.

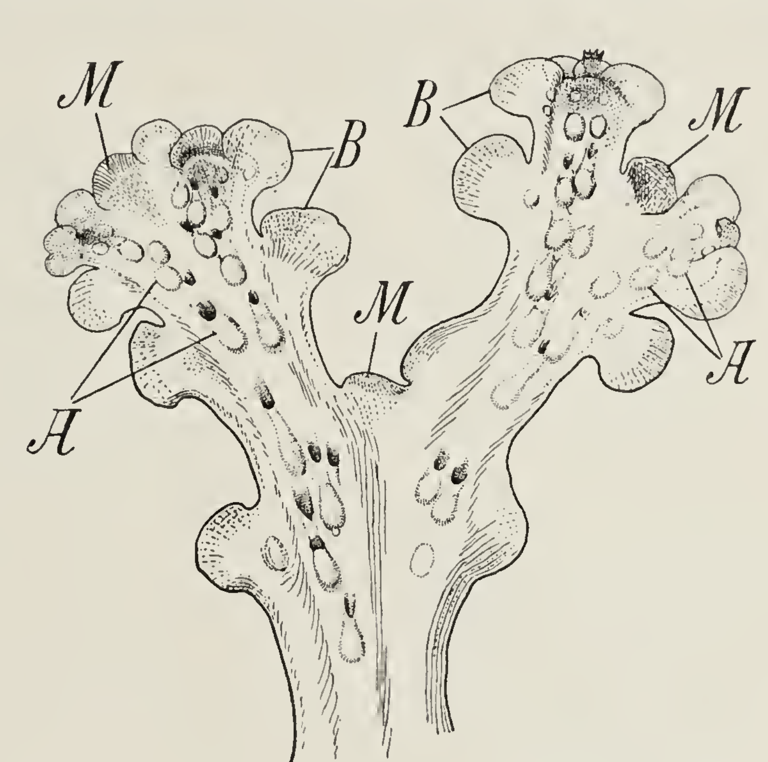


Fig. 7. Blasia pusilla. Männliche Pflanze (gezeichnet 13. Mai 1911) (ca. 25 mal vergr.). *A* Antheridienhöhlen, *B* Seitenblätter, *M* Mittellappen.

in die Blattachseln, die Archegonien noch näher an den Scheitel zu rücken. Das Erstere ergibt sich von selbst, wenn die dorsale Abflachung des Stämmchens fortfällt. Jedenfalls aber kann man sagen, daß die Umhüllung der Antheridien um so eher fortfallen kann, je mehr sie durch die Blätter geschützt sind.

1) Androcryphia ist neuerdings auch besprochen worden von V. Schiffner, Zur Morphologie von Noteroclada. Österr. bot. Zeitschr. 1912, Bd. LXI, pag. 125.

2) Sie können aber auch an derselben Stelle stehen wie sonst die Antheridien.

Lehrreich ist auch das Verhalten von Blasia. Die Abbildung einer männlichen Pflanze (Fig. 7) dürfte um so weniger überflüssig sein, als diese — wie es scheint — verhältnismäßig selten sind. Die Antheridien stecken in Gruben (Fig. 8 *A*), deren Mündung schief nach vorne gekehrt ist. Ganz dasselbe gilt für die Archegonien, nur daß hier die Versenkung der Archegonien in eine mit enger Mündung versehene Grube von der Befruchtung abhängig ist[1]). Die Verhältnisse liegen also im Grunde ganz ähnlich wie bei Fossombronia und Androcryphia.

B.

1. Marchantiaceen-Reihe.

Die Antheridien der Marchantiaceen sind in Gruben versenkt. Die Archegonien stehen in Gruppen und haben entweder nur eine gemeinsame Hülle, das „Perichaetium", oder, wie bei Preissia und Marchantia, auch je ein, vor der Befruchtung nur als kurzer Ringwall vorhandenes, nach der Befruchtung auswachsendes „Perianth". Es scheint mir zweifellos, daß das Perianth nichts anderes darstellt, als die Grubenbildung bei den Antheridien, nur daß die Grubenwände sich bei den Archegonien frei, bei den Antheridien miteinander im Zusammenhang ausbilden. Dagegen besitzen die Antheridienstände nichts dem Perichaetium entsprechendes; letzteres, nicht das Perianth, erscheint als Neubildung. Das Perichaetium besteht bekanntlich aus einem dorsalen Auswuchs des Thallus, welcher mit dem fortwachsenden Thallus (Fig. 8 ×) eine Tasche oder Grube bildet.



Fig. 8. Dumortiera irrigua. Längsschnitt durch einen Archegonienstand zur Zeit der Befruchtung. *Sp* Schuppen der Thallusunterseite, *A* Archegonien. Jede Gruppe steckt in einer Grube und ist umhüllt von dem Perichaetium, das gebildet wird von einem dorsalen Auswuchs und dem fortwachsenden Thallus (×).

Wie Fig. 8 bei Dumortiera besonders deutlich zeigt, versehen die Ventralschuppen hier dieselbe Rolle als kapilläre Wasserfänger, welche z. B. den Auswüchsen des Perichaetiums bei Blyttia zukommt (vgl. Fig. 10).

1) Vgl. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose I.

Die Marchantiaceen, welche noch ein Perianth haben, erscheinen uns demnach primitiver als die, bei denen es fehlt [1]), und die Verlegung der Abhängigkeit der Perianthentwicklung von der Befruchtung als eine sekundär entstandene. Das stimmt ganz überein mit Anschauungen, welche auf Grund anderer Erwägungen im XIII. Abschnitte dieser Studien vertreten wurden [2]). Eine der Marchantiaceen-Reihe angehörige Gattung — Sphaerocarpus — zeigt die Übereinstimmung zwischen Antheridien und Archegonien auch ohne weiteres. Bei Sphaerocarpus sind die Hüllen beiderlei Sexualorgane im wesentlichen gleich, ebenso wie ihre Stellung, während bei der verwandten Gattung Riella die Antheridien am „Flügel", die Archegonien am (reservestoffreichen) Stämmchen stehen, eine Verschiedenheit, welche, wie a. a. O. ausgeführt, für die Ernährung von Embryonen von Bedeutung ist.

Ganz analoge Verhältnisse treffen wir 2. bei den **thallosen Jungermanniaceen,** bei welchen die Archegonien zu Gruppen vereinigt sind; diese sind bedeckt von einer Schuppe, welche dem oberen Teil des Perichaetiums der Marchantiaceen entspricht. Die Gruben, in denen die Archegonien von Monoclea sitzen (Fig. 9 z. B.), entsprechen besonders deutlich denen von Dumortiera u. a. Wir können auch hier Formen mit und solche ohne Perianth unterscheiden.

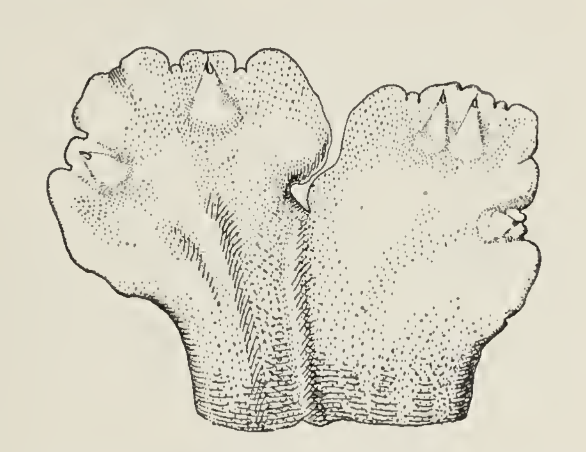


Fig. 9. Monoclea Forsteri. Thallus mit fünf Archegoniengruppen, von oben. Die Archegoniengruppen entstehen in Höhlungen hinter einem Thallusscheitel, der sein Wachstum bald einstellt und zum Mittellappen einer Verzweigungsstelle auswächst.

a) Formen mit Perianth.

Hierher gehören Blyttia und Hymenophytum.

Sehen wir uns zunächst Blyttia an. Fig. 10 zeigt links auf der Thallusoberseite die vor der Befruchtung vorhandene Hülle einer Archegoniengruppe, das „Perichaetium". Innerhalb derselben ist aber das „Perigon" schon angelegt (*J. J.* Fig. 11), das später sich zu der das Perichaetium bedeutend übertreffenden Hülle entwickelt, die in Fig. 10 rechts sichtbar ist. Die Antheridien stehen bei Blyttia einzeln

1) Früher (Organographie, pag. 310) glaubte der Verfasser, die Perianthien von Marchantia und Preissia den anderen Marchantiaceen gegenüber als Neubildung auffassen zu sollen.

2) Goebel, Archegoniatenstudien XIII, Monoselenium tenerum Griffith. Flora 1910, Bd. CI, pag. 43 ff.

in der Achsel von Schuppen, ähnlich wie bei Symphyogyne (Fig. 13). Das Perichaetium greift hier rings um die Archegoniengruppe herum. Das „Perianth“ ist wahrscheinlich nichts anderes als eine innere, basal verwachsene Schuppenreihe — entsprechend den Schuppen, unter denen die Antheridien stehen —, deren weitere Entwickelung von der Befruchtung abhängt, wie denn auch das Perichaetium nach der Befruchtung sich noch etwas vergrößert. Es würden hier also nur die äußeren Archegonienhüllen noch ausgebildet, ähnlich wie bei den Blütenköpfen mancher Kompositen nur die äußeren Blüten noch Deckblätter haben.

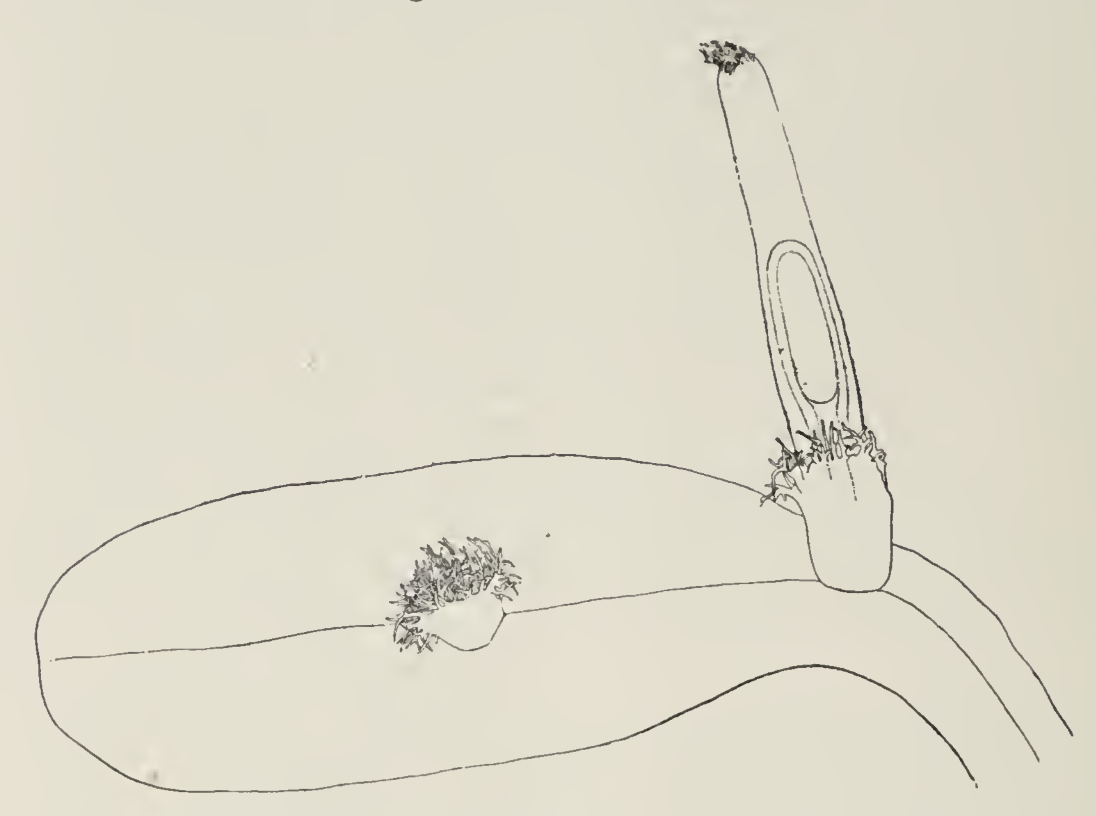


Fig. 10. Blyttia sp. Thallusstück (vergr.). Rechts: Ein junges Sporogon, umhüllt von der Calyptra, dem Perianth und dem viel kürzeren, mit zahlreichen haarartigen Fortsätzen versehenen Perichaetium. Links: Letzteres allein sichtbar. (Aus Goebel, Organographie.)



Fig. 11. Blyttia sp. Längsschnitt durch einen Archegonienstand. Außen das becherförmige Perichaetium, innerhalb die Anlage des Perianths (*J. J.*). (Aus Goebel, Organographie.)

Bei Hymenophytum gilt dasselbe. Für H. Phyllanthus wurde früher[1]) nachgewiesen, daß das „Perianth“ vor der Befruchtung sichtbar ist in Gestalt einiger oben zerschlitzter schuppenförmiger Gebilde, die später durch interkalares Wachstum ihrer Insertionszone emporgehoben werden. Es tritt also die Anlage des Perianths als distinkte Schuppen noch deutlich hervor. Bei H. flabellatum sind diese verkümmert, das Perianth ist zur Blütezeit überhaupt

1) Goebel, Archegoniatenstudien X. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 178.

noch nicht wahrnehmbar, verhält sich also in dieser Beziehung ebenso wie das von Fossombronia.

b) Formen ohne Perianth.

Wie bei den Marchantiaceen betrachten wir diese als reduzierte. Es bleibt als Hülle nur die Perichaetialschuppe übrig. Das Verkümmern des Perianths läßt sich auf ganz ähnliche Weise verstehen, wie dies früher für Gottschea, eine foliose Form, gezeigt wurde. Hier bohrt sich der Embryo tief in das Stämmchen ein und ist dadurch geschützt. Bei den thallosen Formen kommt dies in zwei Modifikationen vor:

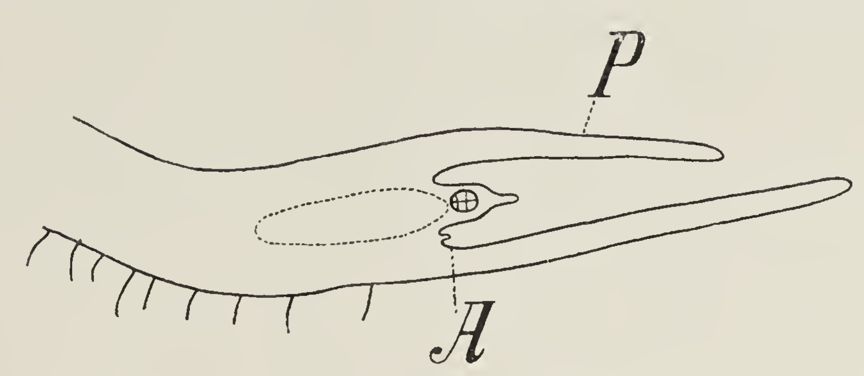


Fig. 12. Pellia epiphylla. Längsschnitt durch einen Thallus mit Archegoniumstand. Ein Archegoninm ist befruchtet und enthält einen jungen Embryo; *A* ein junges, noch nicht geöffnetes Archegonium. Unterhalb des Archegoniumstandes ist ein Gewebe (durch Punktierung abgegrenzt), in welchem nach der Befruchtung Teilungen eintreten und Anhäufung von Baumaterialien stattfindet. In dieses Gewebe bohrt sich der Embryo ein. *P* Perichaetialschuppe.

a) Beim Pellia-Typus ist unter den Archegongruppen im Thallus selbst ein Gewebe vorhanden, in welchem nach der Befruchtung Teilungen auftreten. In dieses bohrt sich der Embryo ein (Fig. 12).

b) Beim Blyttia-Typus (welchem auch Symphyogyne angehört), ist dieses Gewebe nicht im Thallus selbst, sondern in dem Gewebehöcker, welcher die Archegonien trägt. Dieser Höcker wächst nach der Befruchtung noch erheblich heran, infolgedessen ist dann die „Calyptra“ des Sporogons später mit den sterilen Archegonien besetzt (Fig. 14). Selbstverständlich soll mit der obigen Ausführung nicht gesagt werden, daß das Einbohren des Embryos (das auch, wenngleich in weniger stärkeren Maße bei Formen mit Perianthien auftritt) die Ur-



Fig. 13. Symphyogyne leptothele. Stück einer männlichen Pflanze mit Antheridien, die unter schuppenförmigen Auswüchsen stehen.

sache der Rückbildung sei, sondern nur, daß diese Rückbildung deshalb ohne Schädigung stattfinden konnte, weil der Embryo anderweitig geschützt ist.

3. Die akrogynen Lebermoose bieten den thallosen gegenüber keine wesentlich verschiedenen Verhältnisse in der Umhüllung von Antheridien und Archegonien.

In der Abhandlung über sexuellen Dimorphismus wurde auf Grund der von Leitgeb ermittelten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen ausgeführt, daß bei ihnen Archegonien und Antheridien ursprünglich in ihrer Stellung übereinstimmen (Fig. 15), nur wird einerseits der Scheitel mit in die Archegonienbildung hineingezogen (und hier unterbleibt dann selbstverständlich unterhalb der Archegonien die Blattbildung) andererseits sind die Blätter in deren „Achseln", die Archegonien stehen miteinander „verwachsen", eine Erscheinung, die bei manchen foliosen Lebermoosen auch in der vegetativen Zone auftritt. Diese verwachsenen Blätter bilden das Perianth, dessen Anlage vor der Befruchtung stattfindet, während die Weiterentwicklung wie bei Fossombronia meist (aber nicht immer) an die Befruchtung geknüpft ist.

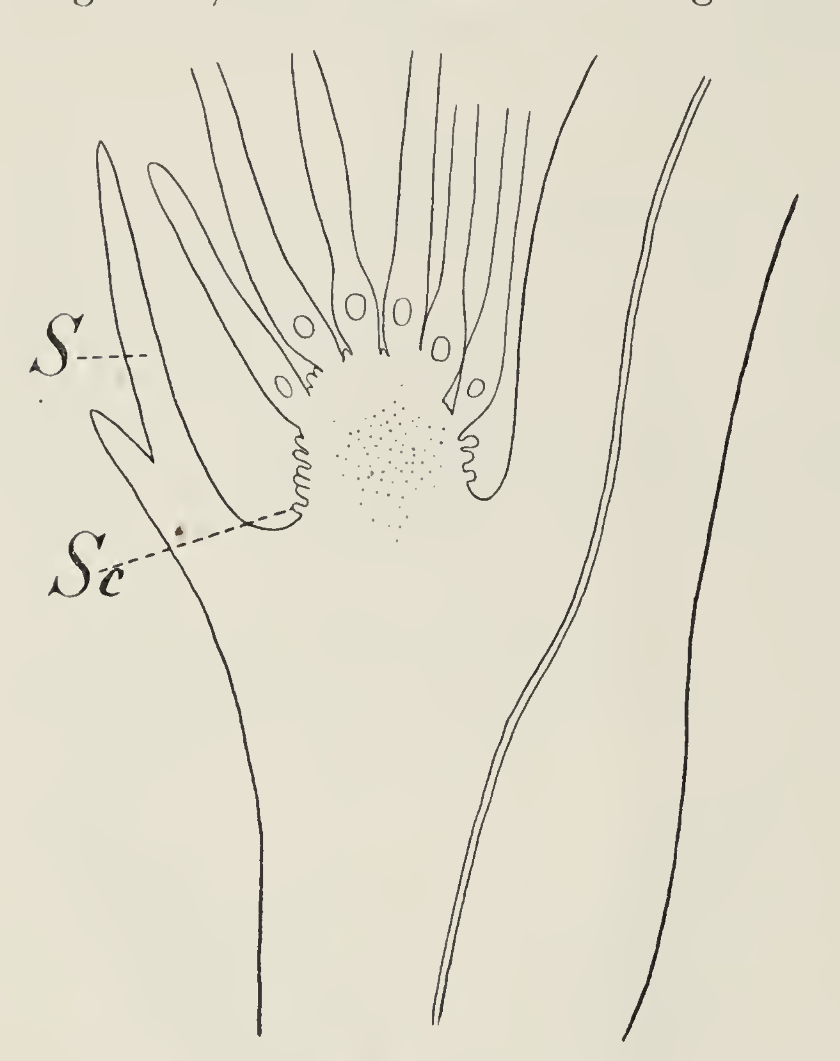


Fig. 14. Längsschnitt durch einen Archegonienstand derselben Pflanze wie Fig. 13. *S* Perichaetenschuppe, *Sc* Schleimpapillen. In das punktierte Gewebe bohrt sich der Embryo ein.

Der Vergleich mit den Antheridien läßt das terminale Auftreten eines Archegoniums aber deutlich als ein von der „axillaren" Stellung abgeleitetes erscheinen. Zugleich bedingt die durch den Verbrauch der Scheitelzelle bedingte Sistierung der vegetativen Weiterentwicklung (welche nur durch Entwicklung von Seitensprossen wieder aufgenommen werden kann), daß die Assimilate des fertilen Sprosses alle dem Embryo zugute kommen.

Wenn die hier dargelegten Anschauungen zutreffen, so haben wir bei den Hüllen der Archegonien der Lebermoose zweierlei Formen zu unterscheiden.

Einmal die „Perianthien", welche homolog sind den Hüllen der Antheridien, aber in manchen Fällen — ebenso wie die letzteren — ganz verkümmern können. Ihre Weiterentwicklung — und im extremsten Fall auch ihre erste Anlage — ist gebunden an einen durch die befruchtete Eizelle ausgeübten Reiz. Indes betrachten wir diese Tatsache als eine abgeleitete und für die Homologiefrage keineswegs entscheidende. Solche Fälle sind auch sonst vorhanden, sie können gegen die hier angenommene Homologie nicht sprechen.

Wir sehen auch bei höheren Pflanzen vielfach, daß bei der einen Form die Entwicklung eines Organs von einem bestimmten Reiz abhängig ist, während sie bei anderen auch ohne diesen erfolgt. Sehen wir ab z. B. von den Erscheinungen der „Parthenokarpie", so sei auf folgende Beispiele hingewiesen. Die Entwicklung der Samenanlagen ist bei Quercus abhängig von dem Reize, welcher durch die Pollenschläuche ausgeübt wird, bei den Orchideen wenigstens die Weiterentwicklung der Samenanlagen. Ähnliches wäre auch von der Keimung der Orchideensamen, die in verschiedenem Grade von dem durch symbiontische Pilze ausgeübten Reize bedingt wird, zu sagen, oder von den Haftscheiben der Ampelideen, die bei den einen Formen durch den Kontaktreiz entstehen, bei anderen nur durch ihn gefördert werden. Es handelt sich auch bei den Lebermoosen mit Perianthien also nur um eine Änderung im Auslösungsreiz, der mit der Befruchtung verkuppelt ist.

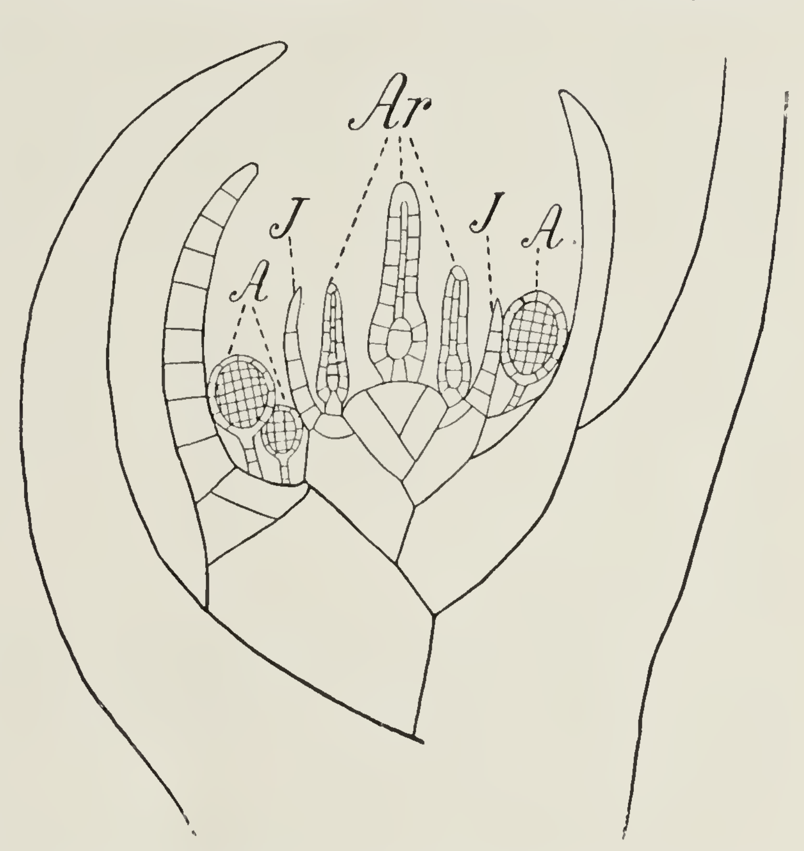


Fig. 15. Schema für die Stellung der Sexualorgane bei einer anakrogynen Jungermannia. Die Antheridien sind blattachselständig, auch die untersten Archegonien. Die obersten entstehen unter Unterdrückung der Blattbildung, bezw. aus der Scheitelzelle selbst.

Außerdem finden sich „Perichaetien". Diese erscheinen uns als Neubildungen, die sich ableiten lassen 1. von einer dorsalen Thalluswucherung, deren Auftreten in Beziehung steht zu der Anordnung der Archegonien in Gruppen; 2. beteiligt sich daran der Thallus selbst, besonders deutlich dann, wenn sein Vegetationspunkt mit der Hervorbringung der Archegonien sein Wachstum einstellt. Wir erhalten so

ein einheitliches Bild für die Hüllen der Archegonien und der Antheridien. Außerdem stimmt diese Auffassung überein mit der früher dargelegten, wonach bei den Marchantiaceen die „compositae“ primitivere Gestaltungsverhältnisse aufweisen, als die Simplices, keine der letztgenannten Formen hat mehr ein Perianth. Dessen Bildung ist nur auf einige Angehörige der Compositae beschränkt.

Wenn andere Autoren zu anderen Anschauungen gelangt sind, so beruht dies wesentlich wohl darauf, daß man die Hüllen der Archegonienstände der verschiedenen Formen miteinander statt mit den Hüllen der Antheridien der betreffenden Formen verglich. Das letztere ist aber offenbar das Näherliegende und, wie mir scheint, auch das Fruchtbarere.

Man könnte gegen unsere Deutung dreierlei einwenden. Einmal könnte man die Archegoniengruppen, die wir den Antheridiengruppen gegenüber als zusammengerückt betrachten, dadurch von der Einzelstellung ableiten, daß man annimmt, es habe sich unter dem einer Antheridienhülle entsprechenden Perichaetium statt eines Archegoniums eine ganze Gruppe entwickelt, während die übrigen (zerstreuten) Archegonien nicht mehr zur Ausbildung gelangt seien. Dann wären die Perianthien Neubildungen verschiedenen morphologischen Charakters. Eine solche Annahme ist aus folgenden Gründen eine weniger befriedigende:

1. Läßt sie die deutlich wahrnehmbare und in vielen Fällen gerade bei Lebermoosen klar hervortretende Homologie von Antheridien und Archegonien außer Acht.

2. Kennen wir keine sicheren Beispiele von Vermehrung, wohl aber viele von Verminderung der weiblichen Organe gegenüber den männlichen (vgl. die Abhandlung über den sexuellen Dimorphismus).

3. Ergibt sie an Stelle eines einheitlichen Bildes ein zerstückeltes.

Ein zweiter Einwand kann sich auf Blasia beziehen. Man kann einwerfen, daß Blasia — nach unserer Deutung — ein Perianth besitze, daß dies aber — abgesehen von seiner Abhängigkeit von der Befruchtung — doch ganz ähnlich geformt sei, wie das Perichaetium von Pellia u. a. Dieser Einwand ist kein prinzipieller und deshalb auch kein sehr wichtiger, d. h. auch wenn man ihn als berechtigt anerkennt, ändert sich die Auffassung nur für Blasia, nicht für die anderen Formen.

Übrigens sei erinnert daran, daß Blasia auch in anderer Hinsicht (Blattbildung, Brutknospen u. a.) eine Sonderstellung einnimmt; ferner daran, daß die für unsere Auffassung des Blasia-Perianths maßgebende Homologie zwischen Antheridien und Archegonien sich auch bei anderen, oben nicht besprochenen Lebermoosen deutlich ausspricht; auch bei denen, bei welchen es zur Ausbildung besonderer Hüllen weder bei Antheridien noch bei Archegonien kommt. So bei den Anthoceroteen: hier sind Archegonien wie Antheridien in den Thallus versenkt, die Antheridien meist in Gruppen, die Archegonien einzeln. Die Umhüllung des Sporogons kommt hier durch eine epigame (nach der Befruchtung erfolgende) Thalluswucherung zustande. Sie entspricht in dieser Beziehung der Perianthbildung anderer Lebermoose. Dabei tritt besonders deutlich hervor, daß der Embryo am Thallus eine Art Gallenbildung hervorruft, eine Gewebswucherung, in welche die zur Ernährung des Embryos notwendigen Baumaterialien strömen, zugleich umgibt ihn diese Gewebswucherung als schützende Hülle, die auch beim „reifen" Sporogon an dessen Basis wahrnehmbar ist.

Bei den Calobryaceen sind Archegonien wie Antheridien durch die Blätter geschützt, ohne daß diese eine von den anderen Blättern abweichende Ausbildung erfahren würden; ihre Stellung ist auch hier eine übereinstimmende.

Dies tritt bei Calobryum[1]) ohne weiteres hervor, die Antheridien wie die Archegonien bilden hier an den orthotropen Sprossen terminale „Stände". Verdeckter ist die Übereinstimmung bei Haplomitrium. Leitgeb[2]) hat gezeigt, daß die Antheridien das Segment, welches sonst zur Blattbildung benutzt wird, entweder ganz oder teilweise beanspruchen. Letzteres ist, wie meine Untersuchungen[3]) ergaben, auch bei den Archegonien der Fall; wie bei der Antheridienbildung können deshalb Blätter entstehen, die — da sie nur aus einem Teil des Segments hervorgingen[4]) — schmäler sind als die anderen. Die Antheridienbildung ist

---

1) Vgl. Goebel, Calobryum Blumei. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1891, Sér. I, 9.

2) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Bd. II, pag. 72.

3) Goebel, Calobryum Blumei, a. a. O. p. 22.

4) Diese Störung der Blattbildung durch Auftreten anderer Organe (wie sie auch bei der Verzweigung mancher folioser Lebermoose eintritt) könnte man mit als Grund dafür betrachten, daß die Blattbildung eine sekundär (an ursprünglich thallosen Formen) entstandene ist. — Wenn Antheridien und Archegonien von Haplomitrium als blattachselständig beschrieben werden, so ist das nur scheinbar der Fall.

eine reichlichere als die Archegonienbildung. Sie bildet zugleich den Übergang zu Calobryum. Denn wenn in einer Anzahl aufeinanderfolgender Segmente der Scheitelzelle die ganze Segmentaußenfläche zur Antheridienbildung verwendet würde, würden wir den Calobryum-Antheridienstand (und mutatis mutandis den Archegonienstand) erhalten. Wir finden somit bei den verschiedenen Gruppen der Lebermoose eine Übereinstimmung zwischen Antheridien und Archegonien.

Der dritte Einwand ließe sich darauf begründen, daß bei Blyttia, Symphyogyne und Hymenophytum Perichaetium und Perianth einander (von dem Verhalten nach der Befruchtung abgesehen) recht ähnlich sind, und doch — nach den obigen Ausführungen — eine verschiedene „morphologische Bedeutung" haben sollen. Wie früher ausgeführt[1]) wurde, könnte man in der Tat auch bei diesen Formen daran denken, das Perichaetium von zusammengerückten Schuppen — wie sie die Antheridien einzeln decken — abzuleiten. Wenn man indes das unzweifelhaft dem der Marchantiaceen homologe Perichaetium von Monoclea (Fig. 9) bedenkt, dem sich das von Pellia epiphylla direkt anschließt, (während es bei P. calycina rings um die Archegoniengruppe herumgreift), so wird ein Anschluß des Perichaetiums auch der übrigen thallosen Formen an das des Marchantiaceentypus wahrscheinlicher. Zudem würde, selbst wenn man bei den mit doppelter Sporogonhülle versehenen Jungermannieen die beiden Hüllen als einander gleichwertig betrachtet, der Hauptpunkt unserer Ausführungen, die Homologie der Hüllen der Archegonien mit denen der Antheridien nicht verschoben werden, — ändern würde sich nur die Homologie des Perichaetiums dieser Formen mit dem der Marchantiaceen.

Wenn nun auch bei den zahlreichen Parallelbildungen, wie sie gerade bei den Lebermoosen vorkommen, und bei dem subjektiven Moment, das allen Vergleichungen anhaftet, eine sichere Entscheidung oft nicht möglich ist, so scheinen mir doch die drei zuletzt vorgebrachten Einwendungen nicht gegen die oben aufgestellte Deutung zu sprechen.

Die letztere begründet, freilich auf anderem Wege, die schon von Gottsche gegebene Unterscheidung von Perichaetium und Perianth und vereinfacht die Auffassung der verschiedenen Hüllen. Die einfachere Auffassung braucht ja keineswegs die richtigere zu sein. Wir

---

1) Organographie, pag. 307.

werden sie aber so lange festhalten müssen, bis entscheidende Gründe gegen sie geltend gemacht werden können.

Auf phylogenetische Erwägungen soll nicht näher eingegangen werden, zumal auch sie sich nur auf die vergleichende Betrachtung stützen könnten. In der Anmerkung auf S. 58 wurde übrigens angedeutet, wie man sich betreffs Stellung und Hüllen der Antheridien und der Archegonien den Zusammenhang zwischen akrogynen und anakrogynen Lebermoosen vorstellen kann, nämlich in folgenden Reihen: a) Thallose Formen mit Archegonien und Antheridien in gleicher Stellung. b) Die Entwicklung der weiblichen Hülle wird von der Befruchtung abhängig, teilweise im Zusammenhang mit dem Auftreten eines Perichaetiums auch ganz unterdrückt. c) Das Auftreten der Blätter ist schon bei einigen anakrogynen Formen verbunden mit Unterdrückung der besonderen Antheridienhüllen (Arten von Fossombronia wie die in Fig. 5 abgebildete, Treubia). Antheridien und Archegonien treten in den Blattachseln auf, letztere rücken ganz an den Scheitel. Die letzten Blätter bilden das Perianth, das nun wieder in seiner Weiterentwicklung mehr oder minder von der Befruchtung abhängig wird.

Wer die akrogynen Formen für die „primitiveren“ hält, mag diese Reihe umkehren. Darauf kommt es weniger an als auf die Anordnung der Gestaltungsverhältnisse in Reihen überhaupt.

Zusammenfassung.

1. Es wird eine neue Fossombronia-Art beschrieben, deren Elateren sehr stark rückgebildet sind (F. Lützelburgiana); diese Rückbildung stellt einen Parallelfall zu der bei den Marchantiaceen vorkommenden dar, und unterstützt die Auffassung, daß die sterilen Zellen von Corsinia und Riella „stehen gebliebene“ Elateren seien.

2. Untersucht wird, inwieweit die Hüllen der Archegonien denen der Antheridien (Hüllen, welche unter bestimmten Umständen ganz verkümmern können) homolog sind. Es wird versucht, nachzuweisen, daß die Stellung der Antheridien und der Archegonien eine übereinstimmende ist. Kleine Verschiedenheiten treten nur auf durch die für die Befruchtung vorteilhafte Zusammenrückung der Archegonien in Gruppen (so bei den akrogynen Jungermanniaceen an der Spitze der Stämmchen) — wie ein solches Zusammenrücken ja auch bei thallosen Formen üblich ist. Wo nur ein Archegonium vorhanden ist, liegt eine Reduktion vor, die nur

bei besonders günstigen Befruchtungsbedingungen ohne Nachteil möglich ist. Den Hüllen der Antheridien homolog sind die Perianthien der Archegonien sowohl bei thallosen wie bei foliosen Formen. Ihre Entwicklung (und zwar teils ihre Weiterentwicklung, teils ihre erste Anlage) ist aber an einen nach der Befruchtung auftretenden Reiz gebunden. Dagegen finden die „Perichaetien" kein Analagon bei den Antheridienständen. Ihr Auftreten ist auf thallose Formen beschränkt.

Bei diesen kann die Perianthbildung auch ganz unterbleiben, so bei einer Anzahl Marchantiaceen mit kleinen durch das Perichaetium geschützten Sporogonen und bei Jungermannieen (Pellia, Blyttia, Symphyogyne), bei denen das Sporogon sich tief in das unterhalb der Archegonien befindliche Gewebe einbohrt. Ähnliches gilt für einige akrogyne Formen. Auch die Weiterentwicklung des Perichaetiums kann übrigens von der Befruchtung abhängig sein[1]). Nicht diese Abhängigkeit also, sondern der morphologische Vergleich ist für die Auffassung der Hüllen entscheidend. Diese entspricht auch den Auffassungen, die sich für den Zusammenhang der einzelnen Formen aus den früher (Archegoniatenstudien XIII) erörterten Gründen ergeben.

1) So bei Marchantiaceen, am auffallendsten bei Corsinia. (Vgl. Archegoniatenstudien XIII. Flora 1910, Bd. CI, pag. 90.)

München, Mai 1912.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von **K. Goebel.**

21. Scheinwirtel [1]).

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

Wer die Versuche, die Mannigfaltigkeit der Pflanzengestalten auf ihre Ausgangsformen zurückzuführen verfolgt, dem wird aufgefallen sein, daß in den letzten Jahren und Jahrzehnten die Vegetationsorgane gegenüber den Fortpflanzungsorganen auffallend in den Hintergrund getreten sind. Es mag dies damit zusammenhängen, daß man annahm, die ersteren seien durch „Anpassung" so veränderlich, daß es sich nicht lohne, genetischen Zusammenhängen nachzugehen. Statt die Gestaltungsverhältnisse innerhalb einer Gattung oder einer Familie zu verfolgen, zog man auch vielfach vor, über den Zusammenhang der großen Gruppen untereinander zu spekulieren. Daß das aber ein Problem ist, das der Lösung viel größere — und einstweilen meist unübersteigbare — Hindernisse entgegensetzt, als das, die Gestaltung der Vegetationsorgane innerhalb einer kleineren systematischen Gruppe genetisch zu verstehen, ist klar.

Die folgenden Untersuchungen möchten in der letzteren Richtung einen kleinen Beitrag geben, indem sie zeigen, wie die wechselnden Anordnungsverhältnisse der Blätter innerhalb einer Gattung zustande gekommen sind.

Und zwar handelt es sich dabei zunächst um solche Blattstellungen, welche man bei ungenauer Betrachtung als Wirtel bezeichnet hat, ohne daß es sich doch in Wirklichkeit um echte Wirtel handelt. Es sind

---

1) Der Herausgeber dieser Zeitschrift teilte dem Verfasser mit, er trage Bedenken, eine Abhandlung über Blattstellungsverhältnisse in der „Flora" zu veröffentlichen, da eine solche auf noch weniger Leser rechnen könne, als die zwei bis drei, die für sonstige morphologische Abhandlungen in Betracht kommen. Der Verfasser gab die Berechtigung dieses Einwands zu, meinte aber, daß man später sich für derartige Probleme wieder mehr interessieren werde, als jetzt, und daß eine Zeitschrift auch unmoderne Abhandlungen nicht ganz ausschließen dürfe. Diesen Gründen glaubte sich auch die Redaktion nicht verschließen zu sollen.

Anm. der Redaktion.

vielmehr „Nachahmungen“ von Wirteln oder Scheinwirtel. Ein scharfer Gegensatz zwischen „echt“ und falsch besteht freilich in manchen hierher gehörigen Fällen nicht, die „Nachahmung“ kann bis zur wirklichen Übereinstimmung gehen, wie z. B. für Polygonatum verticillatum zu zeigen sein wird. Aber auch in diesem Falle handelt es sich — und darauf kommt es hier ja an — um eine nicht ursprüngliche, sondern abgeleitete Wirtelstellung der Blätter.

Einige solche Scheinwirtel haben schon früher die Aufmerksamkeit auf sich gezogen.

1. Der am längsten bekannte Fall ist der der Stellaten, bei denen es sich freilich nur darum handelt, daß ein, eigentlich zweigliedriger, Wirtel einen mehrgliedrigen nachahmt, indem die Nebenblätter den Hauptblättern ganz ähnlich sich ausbilden.

2. Einigermaßen analog verhalten sich einige Limnophila-Arten [1], deren Wasserblätter scheinbar in mehrzählige Wirtel angeordnet sind und auch so beschrieben wurden (z. B. in Hooker's Flora indica), während, wie ich nachweisen konnte, nur zweizählige Wirtel mit tief geteilten Blättern vorliegen.

3. Aus einzelnen Blättern gehen Scheinwirtel hervor bei einigen andinen Alchemilla-Arten (Alch. nivalis u. a.). Es kann auf das in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen II“ (pag. 33) Gesagte und die Bestätigung meiner Ausführungen durch Knut Bohlin [2]) verwiesen werden.

4. Dazu gesellt sich das hier zu beschreibende Verhalten

a) einer Anzahl von Pflanzen mit „zusammengeschobenen“ Wirteln, so von Peperomia-Arten, P. verticillata, rubella, galioides u. a. In den systematischen Darstellungen dieser umfangreichen Gattung finden wir [3]) die Arten eingeteilt in solche mit „Folia alterna, F. opposita und F. verticillata“.

Das sind auffallende Verschiedenheiten. Es fragt sich, ob es nicht möglich ist, diese Verschiedenheiten genauer zu analysieren und miteinander in Beziehung zu bringen. Beginnen wir mit denen, die „Folia verticillata“ haben sollen.

---

1) Goebel, Organographie, pag. 528.

2) Knut Bohlin, Morphologische Beobachtungen über Nebenblatt- und Verzweigungsverhältnisse einiger andinen Alchemilla-Arten. Ofversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens förhandlingar, No. 6. Stockholm 1899.

3) So bei C. de Candolle im Prodromus 16, I, pag. 392; ähnlich bei Engler in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien III, 2.

Peperomia verticillata fiel mir auf, als ich nach Pflanzen mit mehr als zweigliedrigen Wirteln zu einer Vorlesungsdemonstration suchte.

Sieht man sich diese Pflanze nur oberfächlich an, so scheint die Bezeichnung der Systematiker zunächst gerechtfertigt, denn tatsächlich sieht man die Blätter in (meist fünfzähligen) Wirteln stehen (Fig. 1). Betrachtet man aber die „Wirtel" genauer, so sieht man, daß sie nicht regelmäßig miteinander alternieren[1]), und auch sonst durch Schwankungen in der Zahl der einen Wirtel bildenden Blätter und anderen von typischen Wirteln abweichen. Auch die mikroskopische Betrachtung der Endknospe führt zu der Vermutung, daß hier eine Abweichung von der typischen Wirtelbildung vorliegt. Man sieht deutlich, daß die Blätter eines „Wirtels" ungleich alt sind und zwar so, daß sie sich in eine Spirale anordnen lassen, in der die aufeinanderfolgenden Blätter allerdings nicht alle die gleiche Divergenz haben. Übrigens variiert, wie erwähnt, die Zahl der Blätter, welche einen „Wirtel" zusammensetzen; an schmächtigen Sprossen sind zuweilen dreizählige Wirtel vorhanden, an anderen vierzählige, fünfzählige, sechszählige. In einem beobachteten Falle standen z. B. drei vierzählige Wirtel annähernd jeweils übereinander (statt zu alternieren!) und jeder bestand aus einem größeren und einem kleineren Blattpaar, alle kleinen Blatt-



Fig. 1. Links: Peperomia verticillata, Sproß mit vierzähligen „Wirteln". Rechts: P. blanda, mit dreizähligen Wirteln. In einem der Wirtel der letzteren ist links ein Blatt abgefallen.

1) Bei Fig. 1, rechts, sind scheinbar alternierende dreizählige Wirtel vorhanden. Solche ergeben sich auch, wenn man bei einer $^3/_8$-Blattstellung sich die Blätter 1, 2, 3; 4, 5, 6; 7, 8, 9 je auf gleicher Höhe stehend denkt. Die ungleiche Divergenz der Blätter dieser „Wirtel" tritt äußerlich wenig hervor.

paare fielen übereinander. Bei Peperomia „galioides“[1]) wurde unter anderem notiert: Exemplar mit fünfzähligen Wirteln, welche aber nicht die normale Alternation zeigen; ein anderes zeigte folgende Variationen:

1. vierzähliger Wirtel, welcher an einer Stelle eine weitere Lücke hat;
2. fünfzähliger Wirtel, von welchem ein Blatt einem Blatte des darunterstehenden Wirtels *a* opponiert ist, während die anderen annähernd alternieren;
3. vierzähliger Wirtel mit einer Lücke;
4. fünfzähliger Wirtel;
5. desgleichen, die einzelnen Blätter deutlich ungleich groß und nicht normal mit dem vorhergehenden alternierend. Die Schilderung weiterer Einzelfälle dürfte kaum erforderlich sein, denn die kurz angeführten genügen, um zu zeigen, daß hier jedenfalls eine Abweichung von den gewöhnlichen Blattstellungsverhältnissen vorliegt. Die Frage ist, ob diese Abweichung eine scheinbare oder eine wirkliche ist?

Ich kam zu dem Resultat, daß hier keine normalen, sondern „zusammengeschobene“ Wirtel vorliegen, und zwar zweizählige Wirtel, so daß also diese Blattstellung sich von der ableiten läßt, welche die Peperomien mit opponierten Blättern aufweisen. Zunächst fragt es sich, ob sich diese Blattstellung, welche der hier vorgetragenen Annahme nach maskiert vorliegt, bei den genannten Peperomien in irgendeinem Lebensstadium noch nachweisen läßt.

Keimpflanzen standen mir leider nicht zu Gebote. Ich erzog deshalb Adventivsprosse aus abgeschnittenen Blättern von P. verticillata und kultivierte diese in sehr feuchter Luft bei schlechter Ernährung der Wurzeln. Hier erhielt ich in der Tat Sprosse mit zweizähligen Wirteln, welche miteinander etwas schief gekreuzt sind (Fig. 2). Es darf wohl angenommen werden, daß sie in der Blattanordnung mit den Keimpflanzen übereinstimmen. Ja, gelegentlich erhält man an den Adventivsprossen sogar zunächst ein einzelstehendes Blatt, auf das dann ein zweizähliger Wirtel folgt, eine Tatsache, die aus unten anzuführenden Gründen Erwähnung verdient, und bei längerer Kultur unter den angeführten Bedingungen fand auch an der Sproßspitze vielfach ein Auseinanderrücken der Blätter des Wirtels statt. Bei einer Pflanze wie der in Fig. 2 abgebildeten kombinieren sich dann zweizählige Wirtel weiter oben zu vierzähligen, womit das Stellungsverhältnis erreicht ist, das auch an älteren Pflanzen nicht selten vorkommt.

---

1) Für die Richtigkeit der Artbezeichnung kann ich keine Gewähr übernehmen.

Sind die vierzähligen Wirtel eigentlich paarweise zusammengeschobene, so hat es nichts Auffallendes mehr, wenn sie nicht miteinander alternieren, nach den gewöhnlichen Blattstellungsgesetzen müssen sie dann übereinander fallen. Vergleichen wir damit die Beobachtungen am Scheitel älterer Pflanzen, also solcher, die nur noch vier- oder fünfzählige Wirtel bilden, so stimmen auch diese mit der oben gemachten Annahme überein.

In Fig. 3, II ist ein Knospenquerschnitt durch einen Sproß von Peperomia rubella mit dreizähligen Wirteln (weiter unten waren auch

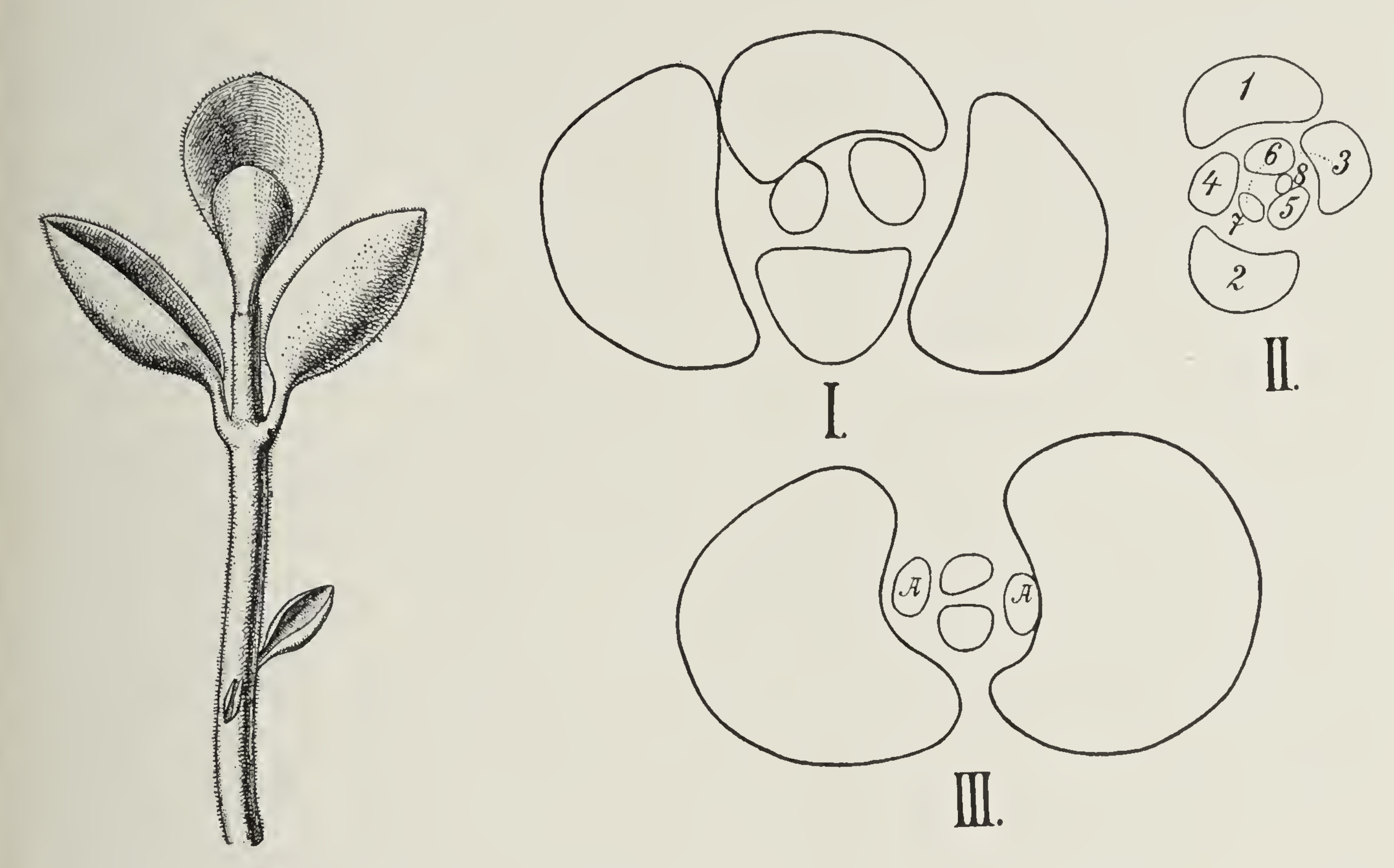


Fig. 2. Blattbürtiger Adventivsproß von Peperomia verticillata. Die Blätter stehen in Paaren, aber nicht genau opponiert.

Fig. 3. Knospenquerschnitte, I. von Peperomia galioides (mit vierzähligen Wirteln), II. von P. rubella (mit dreizähligen Wirteln), III. von P. angulata (mit zweizähligen Wirteln), *A* Achselsprosse. Die Knospenquerschnitte sind verschieden stark vergrößert.

vierzählige vorhanden) abgebildet. Die Blätter sind mit 1—8 bezeichnet. 1 und 2 gehören paarweise zusammen (wobei 1 früher entsteht als 2). Ebenso 3 und 4, 5 und 6, 7 und 8. Die Internodienstreckung aber findet so statt, daß jeweils 1, 2, 3 und 4, 5, 6 auf annähernd gleicher Höhe bleiben, scheinbar Einem Knoten eingefügt, die beiden Knoten werden durch das zwischen 3 und 4 eingeschobene Internodium auseinandergerückt. Es leuchtet ein, daß die dreizähligen Quirle hier annähernd alternieren, wie die von P. blanda (Fig. 1, rechts). Ebenso könnten fünfzählige Wirtel entstehen, indem 1—5, 6—10 auf gleicher Höhe stehen bleiben. Es ergeben sich aber keine deutlichen

Orthostichen, weil die Blattpaare ja weder einander genau gegenüberstehen, noch sich rechtwinklig kreuzen. Fig. 4 stellt einen Querschnitt durch eine Knospe von Peperomia verticillata dar. Die Blatt-„paare" sind mit *a, b; c, d; e, f; g, h; i, k; l, m* bezeichnet. Die Blätter bleiben aber in zwei fünfzählige Wirtel angeordnet, die mit 1 und 2 bezeichnet sind. Die beiden Blätter eines „Paares" teilen sich aber nicht gleichmäßig in den Umfang der Stengelperipherie. Auf der einen Seite bleibt eine weitere Lücke. In dieser tritt dann, der bekannten Hofmeisterschen Regel folgend, das erste Blatt des nächsten „Paares".

Wenn man hier noch von „Paaren" redet, so geschieht das im wesentlichen nur, weil man das Zustandekommen dieser Blattstellung aus der paarig gekreuzten nachweisen kann. Da aber die Glieder eines Paares ungleichzeitig entstehen und durch Internodienstreckung zwischen ihnen auf verschiedene Knoten auseinandergerückt werden können, so unterscheidet sich eine derartige Blattanordnung nicht wesentlich von einer „zerstreuten".

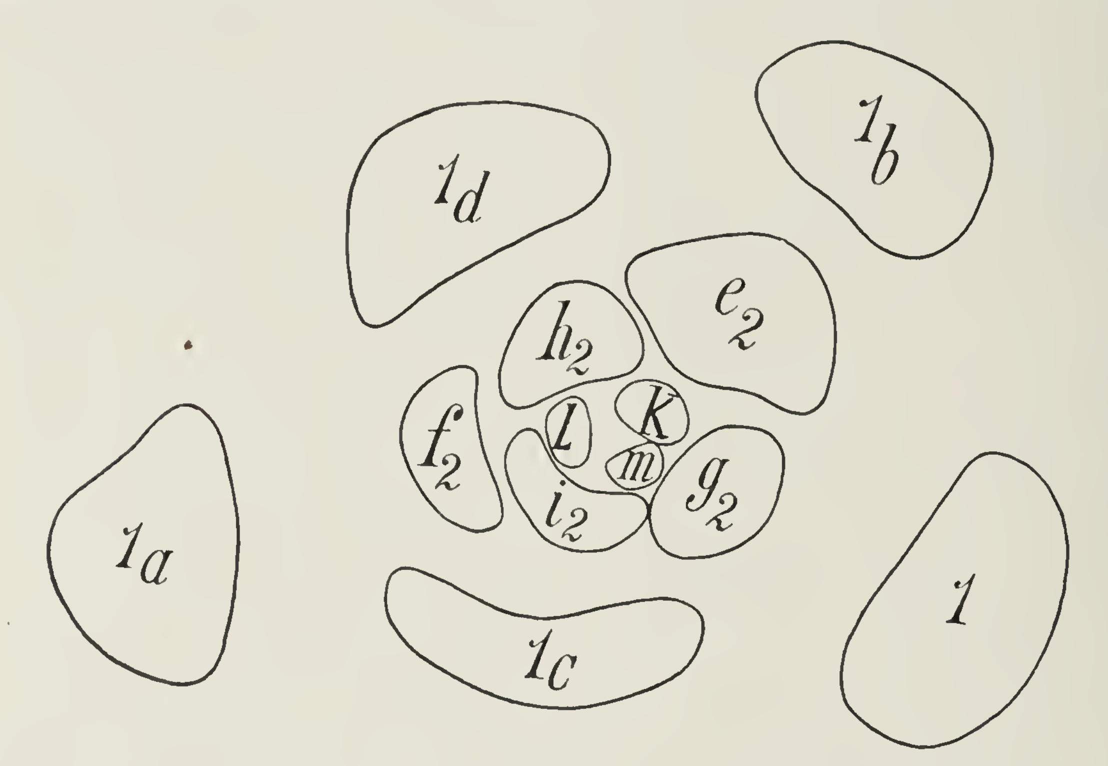


Fig. 4. Querschnitt durch eine Knospe von Peperomia verticillata mit zwei fünfzähligen „Wirteln". Betreffs der Bezeichnung vgl. den Text.

Man kann in einer $^3/_8$-Stellung z. B. leicht sich die Blätter zu annähernd schief gekreuzten Paaren zusammengerückt denken. Indes ist eine eingehende Behandlung dieser Frage namentlich auch eine Untersuchung darüber, inwiefern es sich um konstante oder inkonstante Divergenzen handelt, hier nicht beabsichtigt, vielmehr sollte nur gezeigt werden, daß die genannten Peperomia-Arten keine echten, sondern „zusammengerückte" Wirtel besitzen, die sich schließlich von einer Spiralstellung nicht mehr wesentlich unterscheiden. Wir sahen, wie aus einer und derselben Blattanordnung bald zweizählige annähernd gekreuzte, bald dreizählige anscheinend alternierende, bald vierzählige, bald fünfzählige „Wirtel" zustande kommen, die wir als maskierte Wirtel be-

zeichnen könnten. Die oben gestellte Aufgabe ist also für die „vertizillierten" Peperomien insofern formal gelöst, als wir zeigen konnten, daß sie sich von denen mit „folia opposita" ableiten, ein Beweis, welcher sowohl entwicklungsgeschichtlich als auch experimentell geführt wurde. In dieser äußerlichen Nachahmung der Wirtelstellung eine für das Leben der Pflanze vorteilhafte Einrichtung zu finden, dürfte derzeit wohl kaum gelingen. Eher könnte man versuchen, die Ursachen dafür ausfindig zu machen, weshalb das Längenwachstum der Internodien hier stoßweiße vor sich geht, indem bei fünfzähligen Wirteln z. B. immer nur jedes sechste Internodium sich streckt. Es ist mir leider nicht gelungen, diese Frage zu beantworten.

Da die Bildung der falschen Wirtel bei annähernd gleichbleibenden äußeren Bedingungen erfolgt, wird man das periodische Unterbleiben der Internodienstreckung auf „innere Ursachen" zurückführen müssen. Aber zweifellos sind diese ihrerseits in Abhängigkeit von bestimmten Außenbedingungen. Man wird zunächst an die Wirkung von Licht- und Wasserzufuhr denken. Die bei Lichtabschluß gezogenen Exemplare von Peperomia verticillata ertrugen den Lichtmangel schlecht. Wenn auch einige Sprosse etiolierten, so gingen sie doch bald zugrunde, ohne daß eine wesentliche Veränderung der Blattstellung wahrnehmbar gewesen wäre. Dagegen trat bei jungen Pflanzen, wie oben erwähnt bei Feuchtkultur, ein Auseinanderrücken der Blätter mehrfach ein, und es liegt wohl am Nächsten, das periodische Unterbleiben der Indernodienstreckung mit Schwankungen in der Wasserzufuhr in Beziehung zu setzen, ohne daß es derzeit möglich wäre die Ursachen dafür anzugeben.

Einige Peperomia-Arten bringen nur Sprosse mit „dekussierter" Blattstellung hervor. Es fragt sich, ob diese den oben erwähnten Jugendformen von P. verticillata entsprechen. Es stand mir nur eine als P. angulata bezeichnete Art lebend zur Verfügung [1]). Wie der Querschnitt, Fig. 3, III zeigt, entsprechen die Verhältnisse am Scheitel denen von P. verticillata, galioides und rubella. Es sind die beiden Blätter jedes Paares ungleich alt und stehen einander nicht genau gegenüber, vielmehr findet sich auf einer Seite ein größerer Abstand als auf der anderen, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den oben besprochenen Peperomien.

---

1) Ich traf die Pflanze vor einigen Jahren in den an interessanten Pflanzen reichen Gewächshäusern des botanischen Gartens in Cambridge; Herr Kurator Lynch stellte mir mit bekannter Liberalität, für welche ich auch hier danken möchte, Material zur Verfügung.

Wir können zwei Faktoren unterscheiden: einmal den, welcher eine Zusammenschiebung der Blätter bedingt, und den, welcher für ihre Divergenz maßgebend ist. Der letztere steht zweifellos in Beziehung zu den am Vegetationspunkt herrschenden räumlichen Verhältnissen: bei einer unbestimmten Peperomia-Art mit zweizeilige Blattstellung (1/2) greift die Blattanlage frühzeitig um einen großen Teil des Vegetationspunktes herum, so daß eine neue Blattanlage erst weiter oben (und ihr gegenüber entstehen kann), während die anderen Peperomien viel schmäler inserierte Blattanlagen haben.

Bei den mit zweizähligen Wirteln versehenen aber kommt in Betracht, daß der Sproßvegetationspunkt asymmetrisch wächst, die Lücke zwischen den Blättern ist auf der einen Seite größer als auf der anderen. Dadurch wird bedingt, daß hier die Blattanlage früher auftritt, als auf der gegenüberliegenden Seite. Diese geförderte „Lücke" liegt so, daß die hier entstehenden Blätter ähnlich wie bei den Caryophylleen sich durch eine Schraubenlinie verbinden lassen (Fig. 3, II), eine Erscheinung, die ich früher als „Spirotrophie" bezeichnet habe[1]). Sie tritt sowohl an Blüten, als an vegetativen Sprossen hervor. Für letztere stellen die Caryophylleen ein bekanntes Beispiel dar. Die Blätter stehen dekussiert, aber immer nur ein Blatt jedes Paares trägt einen Achselsproß, oder falls auch das andere einen hat, ist dieser schwächer als der des geförderten Blattes. Alle geförderten Blätter lassen sich durch eine Schraubenlinie miteinander verbinden. Nach Hofmeister[2]) soll das geförderte Blatt eines Wirtels auch früher auftreten als das andere. Indes konnte ich bei Dianthus caesius eine frühere Anlage des einen Wirtelblattes nicht feststellen.

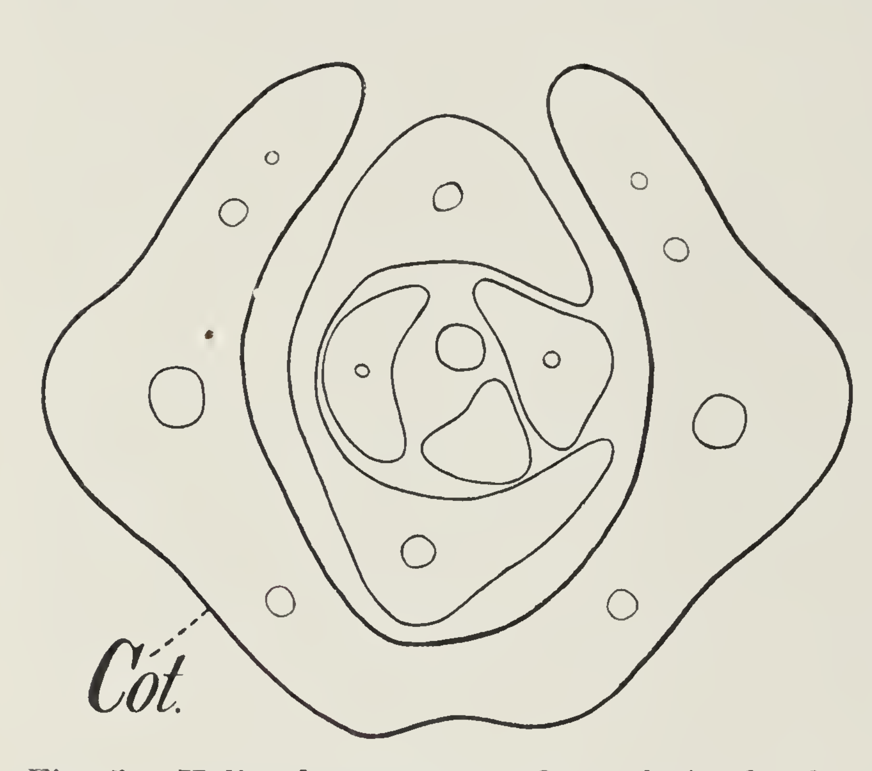


Fig. 5. Helianthus ammus. Querschnitt durch die Knospe einer Keimpflanze. *Cot.* die Kotyledonen (sie sind unten wie auch die folgenden Blattwirtel) miteinander verwachsen.

1) Goebel, Über Symmetrieverhältnisse in Blüten. Wiesner-Festschrift 1907.

2) Allgemeine Morphologie 1868, pag. 471.

Jedenfalls setzt die Spirotrophie hier also später ein, als bei Peperomia. Bei dieser geht durch die ungleichzeitige Entstehung der Blätter neuer „Wirtel" die Blattstellung schließlich in eine spiralige über. Das ist eine Vorgang, wie er auch sonst vorkommt. So z. B. bei Helianthus annuus [1]). Hier folgen auf die Kotyledonen zunächst ein oder mehrere zweizählige Wirtel. In Fig. 5 sind es zwei. Aber schon beim zweiten tritt auf der in der Abbildung nach unten gekehrten Seite der Sproßachse ein stärkeres Wachstum ein, es entsteht eine größere Lücke, in der ein Blatt auftritt, dem das nächstfolgende nicht mehr direkt gegenübersteht. Damit ist die Spiralstellung eingeleitet. Andere Sämlinge bilden eine größere Anzahl dekussierter Blattpaare (2—3) und manche Helianthus-Arten, z. B. H. Strumarius behalten sie dauernd, d. h. bis zur Blütezeit bei. Es wird auf diese Erscheinung unten zurückzukommen sein.



Fig. 6. Peperomia sp. Sproß, der unten dekussierte, oben zweizeilige Blattstellung besitzt.

Gibt es eine Brücke auch zwischen den Peperomien mit Folia opposita und denen mit zweizeiligen Blättern? Diese Frage wird wenigstens einigermaßen beantwortet durch die in Fig. 6 dargestellte Erscheinung. Ein Sproß einer nicht bestimmten Peperomia-Art mit zweizähligen gekreuzten Wirteln ging plötzlich an seinem Ende zur $^1/_2$-Stellung über — eine Änderung, die höchstwahrscheinlich damit zusammenhing, daß der Sproß sich zur Infloreszenzbildung anschickte, und in Verbindung damit am Vegetationspunkt schon vorher Änderungen in den räumlichen Verhältnissen eintraten, Veränderungen,

1) Vgl. A. H. Church, On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. Part. II. Asymmetry and Symmetry, Oxford 1902. Auf diese bisher viel zu wenig beachtete Abhandlung sei hier besonders verwiesen.

die offenbar den bei Peperomien mit zweizeiliger Blattstellung vorhandenen entsprechen.

Somit ist die Mannigfaltigkeit der Blattstellung bei Peperomia nicht eine so große, wie es zunächst aussah. Wir leiten sie ab von der dekussierten. Diese wird entweder beibehalten (aber schon hier mit asymmetrischen Wachstum der Sproßachse) oder vermindert, wobei eine Zusammenschiebung in verschiedener Weise auftritt, oder die Blattstellung in die spiralige übergeführt wird.

Wie lange die Peperomien mit spiraliger Blattstellung bei der Keimung etwa die Bildung zweizähliger Wirtel beibehalten, bleibt näher zu untersuchen — möglicherweise wird die Spiralstellung sehr rasch — schon nach den Kotyledonen — erreicht. Die einzelnen Formen unterscheiden sich nach dem obigen hauptsächlich darin, wie lange sie die dekussierte Blattstellung beibehalten. Dabei tritt hier wie überall deutlich hervor, daß maßgebend für die Blattstellungsverhältnisse die Wachs tumsverhältnisse des Vegetationspunktes sind.

Zusammengeschobene Wirtel sind auch sonst bekannt. So hat z. B. die Acanthacee Crossandra undulaefolia aus zweizähligen Wirteln zusammengeschobene vierzählige. Durch starkes Zurückschneiden konnte von den Seitensprossen das Auseinanderrücken dieser Wirtel hervorgerufen werden. Ähnlich verhält sich Impatiens Oliverii, deren Verhalten zum Vergleich mit dem von Peperomia hier angeführt sein mag.

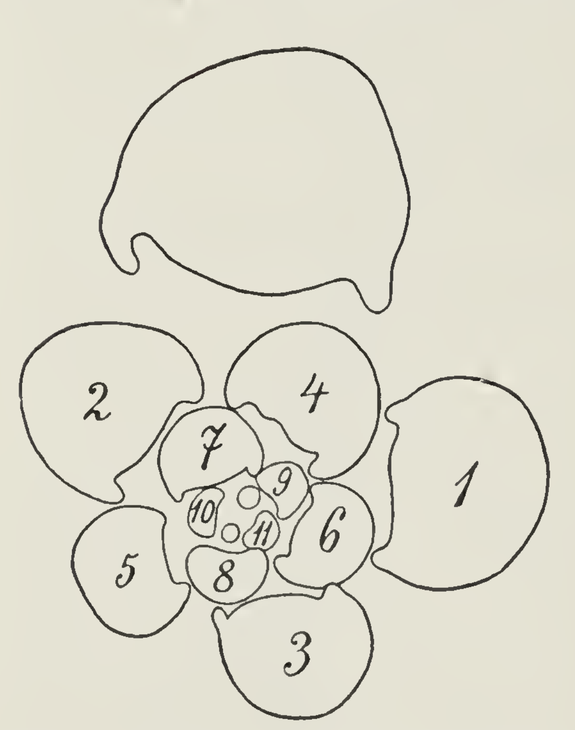


Fig. 7. Impatiens Oliverii. Querschnitt durch eine Sproßknospe.

Die Keimpflanzen zeigten zunächst einige durch Internodien getrennte zweizählige, alternierende Wirtel, dann traten dreizählige auf. Ältere Pflanzen haben sechs- oder mehrzählige „Wirtel".

Man sieht aber deutlich, daß die Blätter eines „Wirtels" ungleich hoch stehen, teilweise ist sogar eines der Blätter hoch emporgehoben. Die Betrachtung der Stammknospe ergibt (Fig. 7), daß zunächst dreizählige „Wirtel" (1, 2, 3; 4, 5, 6; 7, 8, 9) vorhanden sind, diese entstehen wie bei Peperomia offenbar dadurch, daß zwischen den Blättern eines zweizähligen Wirtels (1 und 2) eine große Lücke entsteht, in welche das erste Blatt des nächsten Wirtels (3) tritt. Die Blätter bleiben aber in verschiedener Höhe mit einander gruppiert, z. B. 1—5

zu einem Scheinwirtel dadurch, daß das Längenwachstum mancher Internodien ganz aussetzt. Die in den größeren Lücken stehenden Blätter sind 1, 3, 5, 7, 9, 11, denen eigentlich gegenüberstehen sollten 2, 4, 6, 8, 10. So läßt sich also auch hier verfolgen, wie aus der Blattanordnung der Keimpflanze die der älteren hervorgeht.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch die nicht alternierenden Wirtel mancher fossiler Pflanzen, wie z. B. die der Sphenophylleen, auf ähnliche Weise zustande gekommen sind, wie die von Peperomia oder Impatiens Oliverii.

b) Auf ganz andere Weise als die bisher beschriebene entstehen die Scheinwirtel einer merkwürdigen Wasserpflanze, der Hydrothrix Gardneri. Da diese aber auch sonst manche bemerkenswerte Eigentümlichkeiten zeigt, so mag sie den Gegenstand einer besonderen Mitteilung bilden.

c) Als weitere Gruppe können wir die Pflanzen betrachten, welche zerstreute Blattstellung haben, bei denen aber die Blätter wirtelförmig zusammenrücken.

So ist es z. B. bei Acacia verticillata (vgl. die Abbildung in Organographie pag. 502, Fig. 371), deren „Wirtel“ dadurch eigentümlich sind, daß nur ein Blatt eine Achselknospe trägt. Hofmeister[1]) glaubte deshalb hier ähnliche Verhältnisse wie bei den Stellaten annehmen zu sollen. Indes ergab eine eingehende Untersuchung, daß hier nur ein „Zusammenrücken“ (d. h. Unterbleiben der Internodienstreckung zwischen bestimmten Blättern) selbständiger Blätter stattfindet, von denen merkwürdigerweise Eines in der Entwicklung den anderen vorauseilt und dies Blatt ist auch dasjenige, welches eine Achselknospe hervorbringt, eine Auffassung, welche durch die Untersuchung von A. Mann[2]) bestätigt wurde.

d) Auch bei Monokotylen finden sich analoge Verhältnisse, welche bis zur Bildung von wirklicher Wirtelstellung gehen können. So bei Polygonatum verticillatum.

Unter den europäischen Arten der Gattung ist diese die einzige, welche Blattwirtel trägt. Die anderen haben alle zweizeilige Blattstellung. Es mag dies in biologischer Beziehung damit zusammenhängen, daß die Laubsprosse der mit zweizeiliger Blattstellung versehenen Arten plagiotrop sind. Die von P. verticillatum dagegen sind fast immer streng orthotrop. Nur an ganz schattigen Standorten traf ich plagiotrope Sprosse (mit entsprechenden Torsionen der Blätter) an.

1) Hofmeister, Allgemeine Morphologie 1867, pag. 52 f.

2) A. Mann, Was bedeutet „Metamorphose“ in der Botanik, pag. 23. Diss., München 1894.

Es läßt sich zeigen, daß die Wirtelstellung der Blätter von der zweizeiligen abzuleiten ist. Zunächst tritt dies darin hervor, daß die Keimpflanzen[1]) zweizeilige Blattstellung haben. Ferner beginnen die Seitensprosse (welche das Rhizomsympodium fortsetzen) mit zweizeilig gestellten Niederblättern. Außerdem sehen wir auch am oberirdischen Sproßteil ein Schwanken in der Anordnung der Blätter. Oft ist eine Anordnung in alternierende Wirtel durchgeführt (vgl. Fig. 8, III), aber nicht selten rücken auch die Blätter, die einen Wirtel bilden sollten, auseinander. Namentlich scheint mir beachtenswert die Tatsache, daß man im untersten (auf die Niederblätter folgenden) Wirtel zuweilen ein Blatt antrifft, das bedeutend breiter als die anderen ist. Dieses Blatt (vgl. Fig. 8, I. *a* und das Diagramm Fig. 8, IV.) steht dem letzten Niederblatt opponiert. Während das letztere aber die Sproßachse mit breiter Basis umgreift, ist dies bei den Laubblättern nicht der Fall. Diese nehmen an der Einfügungsstelle jeweils nur einen Bruchteil der Stengelperipherie in Anspruch.

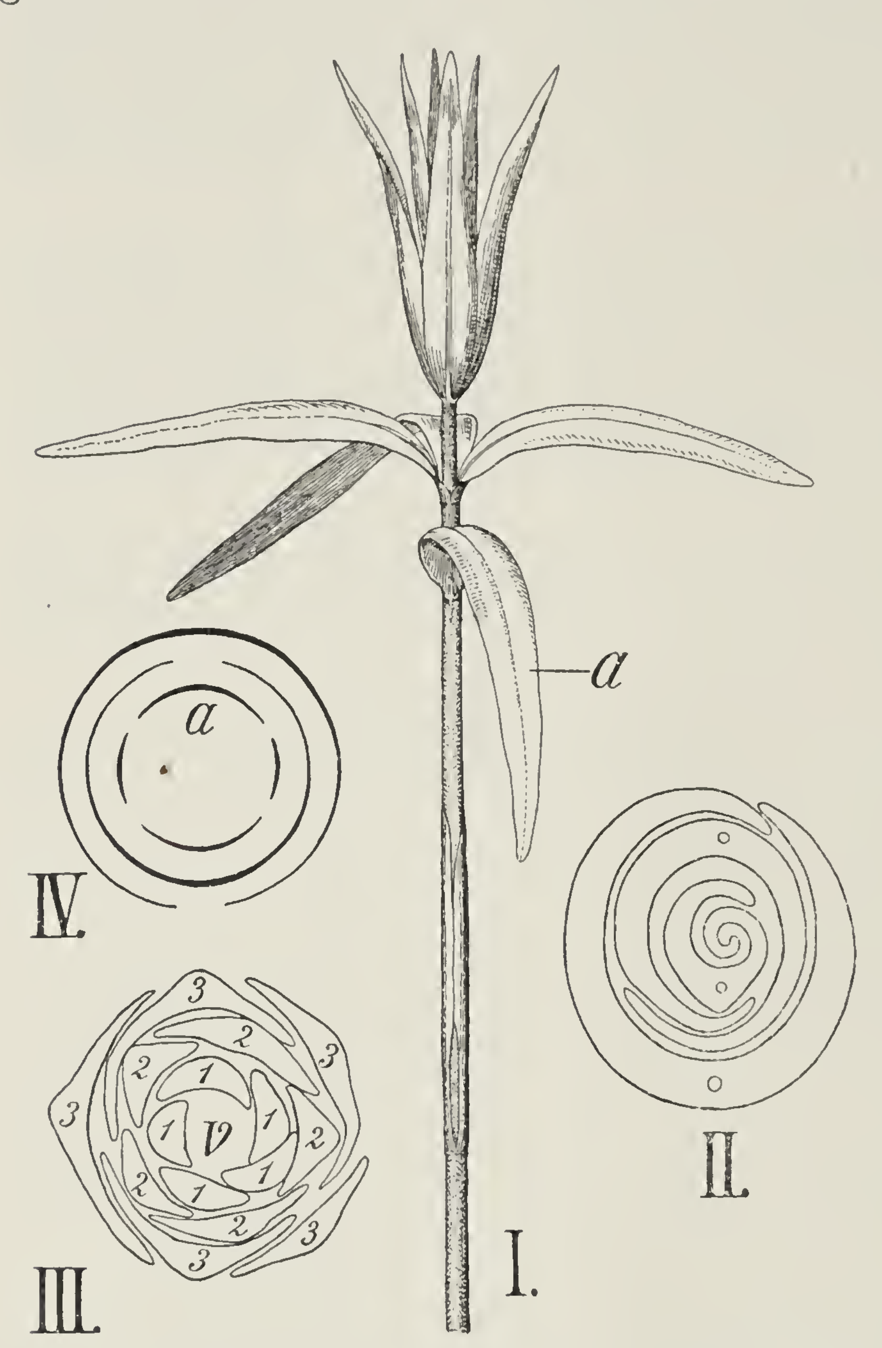


Fig. 8. Polygonatum verticillatum. I. Habitusbild eines austreibenden Sprosses (auf $^1/_2$ verkleinert). Auf ein scheidenförmiges Niederblatt folgt ihm gegenüberstehend ein breites Laubblatt (*a*), weiter oben ein „Wirtel" aus drei schmäleren Blättern; das Diagramm (mit zwei Niederblättern) ist in IV. gegeben. II. Querschnitt durch die Blattknospe einer Keimpflanze, die Blattstellung ist zweizeilig. III. Querschnitt durch die Knospe einer älteren Pflanze mit drei fünfzähligen Wirteln; *V* Vegetationspunkt.

Damit hängt offenbar die Änderung der Blattanordnung zusammen und zugleich ist damit die Möglichkeit gegeben, daß auf einer Querzone der Sproßachse mehrere Blätter zu einem Wirtel zusammenrücken.

1) Ich verdanke sie der Güte des Herrn Dr. Kinzel in München.

Einige Einzelbeispiele mögen die Variationen der Blattanordnung erläutern, die Anordnung wird dabei von unten nach oben geschildert.

1. Einzelnes Blatt, dann in 2 cm Höhe zwei Blätter auf fast gleicher Höhe. Sie gehören mit dem ersten zu einem „Wirtel" zusammen. $1 \frac{1}{2}$ cm höher ein einzelnes Blatt, 2 cm darauf in gleicher Höhe zwei Blätter (diese drei bilden eigentlich den zweiten „Wirtel"). Im Endschopf (des noch nicht ganz entfalteten Sprosses) fünfzählige Wirtel.

2. Einzelstehendes Blatt 4 cm höher drei Blätter, dann ein vierzähliger Wirtel, darauf fünf dreizählige. Das Internodium zwischen dem untersten Blatte und den drei Blättern ist das längste der Pflanze.

3. Dreizähliger Wirtel, darauf zwei vierzählige (Sproß noch nicht ganz entfaltet).

4. Zwei Blätter auf gleicher Höhe, 3 cm höher auf der gegenüberliegenden Sproßseite zwei Blätter (beide Paare einem Wirtel entsprechend), 2 cm höher zwei Blätter, $1 \frac{1}{2}$ cm weiter oben wieder zwei (zusammen dem zweiten „Wirtel" entsprechend), darauf drei dreizählige Wirtel und Endknospe.

5. Sechs dreizählige Wirtel (solche treten bei jungen, wenig kräftigen Sprossen auf).

Selbstverständlich ist damit die Mannigfaltigkeit in der Blattanordnung nur angedeutet, nicht erschöpft. Aber das Gesagte dürfte doch genügen, um zu zeigen, daß die Wirtelbildung hier von der zweizeiligen abgeleitet ist, und an der Pflanze sozusagen noch nicht festsitzt, insofern das Unterbleiben der Internodienstreckung zwischen den zu einem Wirtel gehörigen Blättern noch nicht regelmäßig eintritt. Wenn es gelänge, die Faktoren, welche das „Zusammenrücken" der Blätter bedingen, näher zu analysieren, so wäre damit vielleicht auch die Möglichkeit gegeben, näher einzudringen in die Ursachen, auf denen dieser in den Blüten so häufig auftretende Vorgang beruht.

Andere Monokotylen mit Wirtelstellung der Blätter, z. B. Paris quadrifolia verhalten sich wahrscheinlich analog wie P. verticillatum. Am Rhizom stehen die Blätter (Niederblätter) hier mit der Divergenz ein Viertel durch Internodien getrennt. An den (axillären) Assimilationssprossen treten die auf das Vorblatt (oder vielmehr die zwei Vorblätter) folgenden Laubblätter zu Wirteln zusammen.

Es wurde im Vorstehenden versucht für einige Pflanzen die Blattanordnung, wie sie im erwachsenen Zustand auftritt, als eine abgeleitete nachzuweisen.

Dafür liegen auch andere Beispiele vor. Es kann z. B. nicht zweifelhaft sein, daß die zweizeilige Blattstellung von Ulmus sich ableitet von einer anisophyll-vierzeiligen (unter Verkümmerung von zwei Blattzeilen), ebenso die der Cyrtandree Klugia Notoniana [1]). Ebenso ist anzunehmen daß die zerstreute Blattstellung mancher isophyllen Selaginellen, wie S. spinulosa, S. rupestris sich ableitet von der dekussierten. Diese tritt in den Blüten von S. rupestris und bei etiolierten Sprossen von S. spinulosa wieder auf. Auch an der Keimpflanze finden sich zunächst Blätter, welche „paarweise", meist aber nicht in gleicher Höhe einander gegenüberstehen [2]). Wir finden hier also einigermaßen ähnliche Verhältnisse wie bei Peperomia, bei welcher ja auch eine Anzahl von Arten die dekussierte Blattstellung beibehalten, andere zur Spiralstellung übergehen.

Eine Einsicht in das Zustandekommen der Blattanordnung ist auch bei den beblätterten Bryophyten erzielt. Hier ist unzweifelhaft die $^1/_3$-Stellung die ursprüngliche, welche bei den Laubmoosen vielfach durch „Scheiteltorsion" verändert, bei einigen auch durch die $^1/_2$-Stellung ersetzt wird.

Aus diesen Beispielen dürfte sich ergeben, daß eine vergleichende Betrachtung der Blattanordnungen auch sonst vielfach noch zum Nachweise des Zustandekommens derselben führen wird, ein solcher Nachweis aber ist die erste Voraussetzung zu dem Versuche eines kausalen Verständnisses.

Wenn für die Blattanordnung am vegetativen Sproß so ausgedehnte vergleichende Untersuchungen vorliegen würden, wie für die in den Blüten, so würde sich vielleicht ergeben, daß die Blattanordnung bei den Monokotylen ontogenetisch von der $^1/_2$-Stellung, bei den Dikotylen von den dekussierten ableiten läßt.

Bezüglich der Monokotylen wurde oben für einen Fall (Polyg. verticillatum), in welchem innerhalb einer Gattung Abweichung von der $^1/_2$-Stellung vorkommt, gezeigt, daß letztere offenbar das ursprünglichere Verhalten darstellt. Eine große Anzahl Monokotylen haben die $^1/_2$-Stellung dauernd beibehalten. So z. B. Gramineen, Irideen, viele Haemodoraceen, Orchideen, Allium-, Tradescantia-Arten u. a. Bei anderen können wir deutlich verfolgen, wie ontogenetisch die $^1/_2$-Stellung in eine andere übergeht.

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, pag. 97 und Fritsch, Die Keimpflanzen der Gesneriaceen. Jena.

2) Vgl. H. Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br., pag. 59. Gießen 1897.

Besonders lehrreich sind hier einige Blattsukkulenten, wie Gasteria und Aloe. Einige Aloe-Arten behalten die $^1/_2$-Stellung dauernd bei, so Al. plicatilis. Andere zeigen zwar im späteren Alter Spiralstellung, in der Jugend aber $^1/_2$-Stellung. So A. ferox, A. Hanburyana, A. abessinica. Möglicherweise gilt dies sogar von allen Aloe-Arten, indes sind mir nur von den genannten derzeit die Keimpflanzen bekannt. Auch bei Agave scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Hier wird die Blattanordnung geändert durch Änderungen am Vegetationspunkt („Scheiteltorsion"), welche schon vor dem Auftreten der Blätter eintreten kann, in anderen Fällen wirken auch an nicht mehr embryonalem Gewebe eintretende Torsionen mit.

Bei den Dikotylen ist die dekussierte Blattstellung wohl die verbreitetste. Sie schließt sich ja auch unmittelbar an die Stellung der Kotyledonen an. Es wurden oben schon einige Fälle angeführt, in denen wir verfolgen können wie die dekussierte Blattstellung in andere Anordnungsverhältnisse übergeht.

Weitere Beispiele sind folgende: Bei Mesembryanthemum ist die dekussierte Stellung bei den meisten Arten vorhanden. Eine Ausnahme machen Arten wie M. linguaeforme, die scheinbar zweizeilige Blattstellung besitzen. Schon die früher von mir erzogenen, von Gentner[1]) beschriebenen Keimpflanzen (welche dekussierte Stellung haben), sowie Gentner's entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zeigen, daß hier nur ein von der dekussierten Stellung abgeleiteter Fall vorliegt; für andere Mesembryanthemum-Arten darf wohl dasselbe angenommen werden.

Bei Dorstenia, einer Gattung mit zerstreuter Blattstellung, die aber einem Verwandtschaftskreis angehört, der sonst dekussierte Stellung hat, zeigten die Keimpflanzen von D. Contrayerva, daß hier die ersten Blätter (die ungleichzeitig entstehen) mit den Kotyledonen gekreuzt sind, dann zerstreute Stellung eintritt. Auch bei Crassulaceen haben wir z. B. innerhalb der Gattung Sedum teils dekussierte, teils zerstreute Blattstellung — es ist zu vermuten, daß Keimpflanzen der letzteren Gruppe (z. B. Sedum reflexum) noch Dekussation zeigen.

Hierher gehören auch einige schon von A. Braun[2]) angeführte Fälle. Er fand z. B. bei Cornus sanguinea, der gewöhnlich dekussierte

---

1) Gentner, Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora 1909, Bd. IC, pag. 296.

2) A. Braun, Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen, pag. 144.

Blattstellung hat, an einem Schößling gelegentlich $^{2}/_{5}$-Stellung, bei Helianthus tuberosus und Punica Granatum statt der normal dekussierten auch $^{2}/_{5}$-Stellung, bei Linaria vulgaris an sehr schlanken und mageren Schößlingen zuweilen $^{1}/_{4}$-Stellung (also wohl auseinandergerückte zweigliedrige Wirtel!) als Einleitung zu $^{2}/_{7}$ und $^{3}/_{11}$, außerdem auch drei- und viergliederige Wirtel[1]). Derartige Pflanzen sind ohne Zweifel auch zu Versuchen besonders geeignet.

Eine Ableitung von der dekussierten Stellung ist für die Centrospermen geschehen durch Percy Groom[2]), sie gilt wahrscheinlich auch für die Plantagineen. Bei diesen ist bei einigen die dekussierte Stellung noch vorhanden (z. B. Pl. Psyllium) bei anderen findet sich Spiralstellung. Indes fand ich bei Pl. lanceolata die auf die Kotyledonen folgenden Blätter in vier Längsreihen angeordnet, eine Stellung, die sich von auseinandergerückten Blattpaaren ableiten läßt und zu der zerstreuten überführt. Man kann also sagen, daß bei einer Anzahl dikotyler Pflanzen die dekussierte Blattstellung längere oder kürzere Zeit nach der Keimung beibehalten, bei anderen früher oder später durch ungleichzeitige Anlegung der Blätter eines Paares mit Scheiteltorsion (analog der vieler Moose) in die Spiralstellung übergeht. Die Blätter eines „Paares" teilen sich ungleichmäßig in den Umfang der Sproßachse, weil durch asymmetrisches Wachstum des Vegetationspunktes das erste Blatt jedes Paares (in der Richtung der „genetischen Spirale") verschoben wird (vgl. Fig. 5) statt dekussiert zu stehen. Andererseits können, wie die oben angeführten und andere Beispiele zeigen, zerstreute Blätter wieder zu Wirteln zusammenrücken. Die Verfolgung dieser in buntem Wechsel auftretenden Vorgänge in formaler Beziehung ist notwendig, wenn wir einen Einblick in den Zusammenhang der Gestaltungsverhältnisse gewinnen wollen.

Zusammenfassung.

I. „Scheinwirtel" können entstehen:

1. durch tiefe Teilung dekussiert stehender Blätter,
2. durch blattähnliche Ausbildung der Nebenblätter,

---

1) a. a. O. pag. 131. Betr. Linaria vgl. die Angaben und Abbildungen von H. Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1901, Bd. XXXVI.

2) Percy Groom, Longitudinal symmetry in Phanerogamia. Phil. Transactions of the Royal Society of London 1908, Ser. B, Vol. CC.

3. durch Zusammenrücken:
   a) von zweizähligen Wirteln resp. Gliedern solcher,
   b) von spiralig gestellten Blättern.

II. Bei Peperomia ließen sich die untersuchten Arten mit „Fol. verticillata“ zurückführen auf solche mit Folia opposita, wobei eine spirotrophe Förderung der Blattlücken eintritt. Formen mit „Folia opposita“ können ihre Blattstellung später zur zweizeiligen umändern. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei Impatiens Oliverii.

III. Bei Polygonatum verticillatum leitet sich die „Wirtelstellung“ von der zweizeiligem ab. Hier wie sonst kommen zwei Faktoren in Betracht: der der Blatt-„Verkoppelung“ (durch Unterbleiben der Internodienstreckung) und der der Raum- resp. Wachstumsverhältnisse am Vegetationspunkt. Die Ursachen der Verkoppelung sind nicht bekannt. Sie ist nicht immer eine feste, da sie bei Polyg. verticillatum gelegentlich unterbleibt und bei anderen wenigstens in einzelnen Fällen sich experimentell aufheben läßt, oder in den Jugendstadien nicht vorhanden ist.

IV. Für eine Anzahl Monokotylen läßt sich die $^1/_2$- für eine Anzahl Dikotylen die dekussierte Blattstellung als Ausgangspunkt erweisen. Die Änderung (d. h. das Auftreten anderer Blattstellungsverhältnisse) kann auf sehr verschiedene Weise eintreten: durch Scheiteltorsion (unsymmetrisches Wachstum des Vegetationspunktes), durch wirkliche Torsion, durch Auseinanderrücken, durch Verkümmern bestimmter Blätter.

Die Morphologie hat die Aufgabe, mehr als bisher die Abänderungen der Blattstellung, welche im Verlaufe der Einzelentwicklung auftreten, zu verfolgen und auf bestimmte Wachstumsfaktoren zurückzuführen.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von **K. Goebel.**

22. Hydrothrix Gardneri.

(Mit 9 Abbildungen im Text.)

Es ist eine bekannte Tatsache, daß Wasserpflanzen vielfach sich durch sehr eigentümliche, von der sonst geltenden Norm abweichende Gestaltungsverhältnisse auszeichnen. Es sei nur erinnert an die Vegetationsorgane der Lemnaceen und der Podostemaceen, die Wasser-Utricularien und an die Blütenbildung von Ceratophyllum, Najas, Zostera — andere Beispiele ließen sich leicht anfügen.

Einen neuen Beleg dafür bietet eine von Dr. v. Lützelburg in der Lagoa Tiririco in Brasilien (Bahia, S. Bento) gesammelte Wasserpflanze.

Da ich deren Familienzugehörigkeit nicht mit Sicherheit ermitteln konnte, wandte ich mich an Herrn Geh. Rat Urban in Berlin, der in Verbindung mit Herrn Prof. Pilger feststellte, daß es sich um die von Hooker im Jahre 1887 beschriebene Gattung Hydrothrix handle[1]). Ich möchte beiden Herren für ihre freundliche Bemühung auch hier bestens danken.

Daß es sich um eine nicht ganz leicht unterzubringende Pflanze handelt, geht aus Hooker's Bemerkung deutlich hervor. Er sagt: „This remarkable plant has lain buried for just half a century in the many herbaria which possess Gardners collections, and probably in all, under the category of Plantae dubiae affinitatis.“

Der berühmte Botaniker gibt eine kurze Beschreibung der Pflanze, hebt aber ausdrücklich hervor, daß es sich handle um eine eigentümliche Pflanze „which in the matter of morphology and histology of its organs requires a more complete investigation“.

---

1) Sir J. D. Hooker, On Hydrothrix, a new genus of Pontederiaceae. Annals of botany, Vol. I, No. 2, Nov. 1887.

Die folgenden Zeilen mögen versuchen, dieser Aufforderung einigermaßen gerecht zu werden und zugleich mögen sie als ein kleines Zeichen der Verehrung für den unlängst von uns geschiedenen hochverdienten Forscher betrachtet werden.

1. Morphologie.

a) Vegetationsorgane.

Diese wurde von Hooker folgendermaßen beschrieben: „Herba Brasiliensis aquatica, immersa, caespitosa, dichotoma, glaberrima, dense foliosa; caulibus gracilibus, radicibus densissime fibrosis. Folia fastigiatim verticillata, verticillis polyphyllis, basi vagina communi circumdatis, filiformia flaccida, integerrima, nervis parallelis valde obscuris et canalibus resiniferis percursa; vagina infundibiliformi-campanulata, hyalina, basi folio elongato recurvo stipata, enervis."

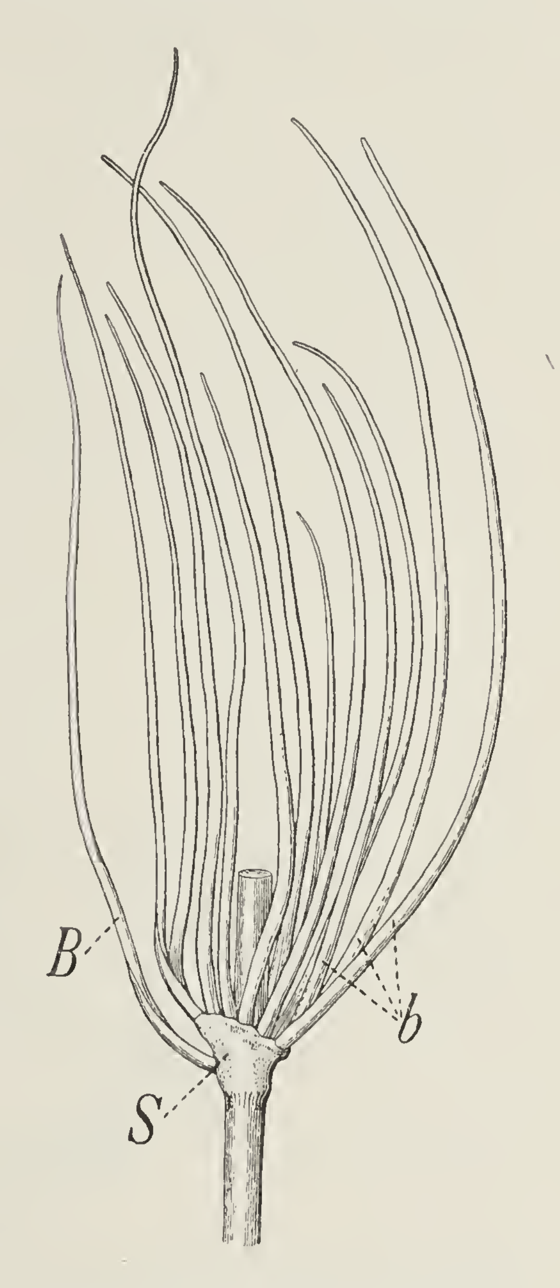


Fig. 1. Stück eines schmächtigen Sprosses mit Blatt (*B*), dessen Scheide (*S*) und den Blättern des Kurztriebes (*b*). (3mal vergrößert.)

Für den Morphologen erhebt sich sofort die Frage: Wie können die Blätter in einem Wirtel (fastigiatim, d. h. mit gleiche Höhe erreichenden Spitzen) stehen und darunter eine „vagina communis", an deren Basis sich ein anderes Blatt befindet? Daß tatsächlich ein solches Stellungsverhältnis — wenigstens scheinbar — vorhanden ist, geht aus Fig. 1 hervor. Hier ist *B* das Blatt mit Scheide *(S)*, darüber steht der „Wirtel" anderer Blätter *(b)*.

Die Beantwortung dieser Frage war von der Entwicklungsgeschichte zu erwarten.

Frei präparierte Sproßspitzen zeigen einen massigen Vegetationspunkt (*V* Fig. 2). Die Blätter (*B* Fig. 2) werden nicht wie bei den meisten anderen Pontederiaceen zweizeilig angelegt, ihre Divergenz wurde indes nicht bestimmt. Die Blattanlage greift mit ihren Rändern bald um den ganzen Vegetationspunkt herum. Sie entwickelt eine Axillarstipel (*S* Fig. 2), welche sich an den scheidenförmigen Teil der Blattanlage ansetzt und mit ihm zusammen die häutige, über die Blattinsertion herübergreifende Bildung darstellt, welche an der Basis jedes Blattes sich befindet — eine Er-

scheinung, die ja bei verschiedenen Pflanzen, sowohl Mono- als Dikotylen sich vorfindet[1]).

Die Blattanlage selbst biegt sich, wie in Fig. 2 bei *B*× zu sehen ist, vom Vegetationspunkt weg. In der Achsel des Blattes entwickelt sich frühzeitig ein massiger Achselsproß (*A* Fig. 2).

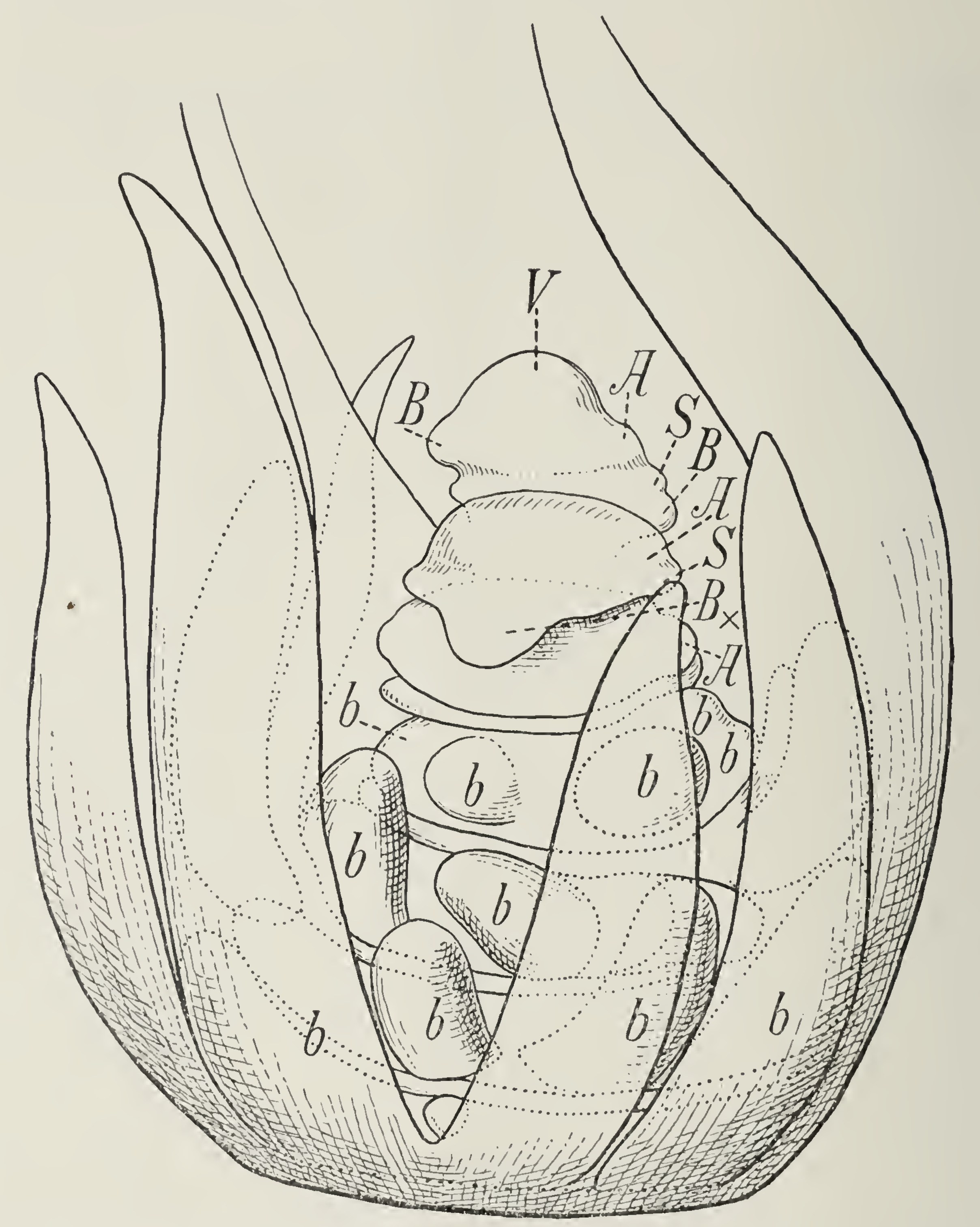


Fig. 2. Freipräparierte Sproßspitze. *V* Vegetationspunkt, *B* die an ihm entstehenden Blätter (*B*× stark nach außen zurückgebogen). *A* Achselsproß der Blätter (*B*). Er bildet sich zum Kurztrieb aus, an welchem die mit *b* bezeichneten scheidenlosen Blätter stehen. *S* Scheiden der Langtriebblätter.

Das eigentümliche, und meines Wissens bei keiner anderen Pflanze wiederkehrende Verhalten ist nun das, daß dieser axillare Vegetationspunkt ebenso wie sein Deckblatt um die Hauptachse herumgreift und

1) Vgl. z. B. die Abbildung von Caltha palustris in Goebel, Organographie, pag. 564.

zu einem Kurztrieb sich entwickelt, der eine Anzahl von Blättern hervorbringt *(b)*, die jene oben erwähnten Scheinwirtel darstellen.

Dabei tritt der Kurztrieb als solcher äußerlich gar nicht mehr hervor, er stellt nur einen die Achse umgebenden Wulst dar, auf dem seine Blätter stehen, und zwar wie Fig. 3 zeigt, nicht in einem einfachen „Wirtel". Er hat also sozusagen seine Individualität vollständig aufgegeben und stellt nur eine blattbildende Zone dar, so daß man leicht auf die Ansicht kommen konnte, seine Blätter gehörten eigentlich der Hauptachse an. Diese Kurztriebblätter unterscheiden sich äußerlich namentlich dadurch von denen der letzteren, daß sie weder eine Scheide, noch eine Axillarstipel besitzen. Zwischen ihnen stehen

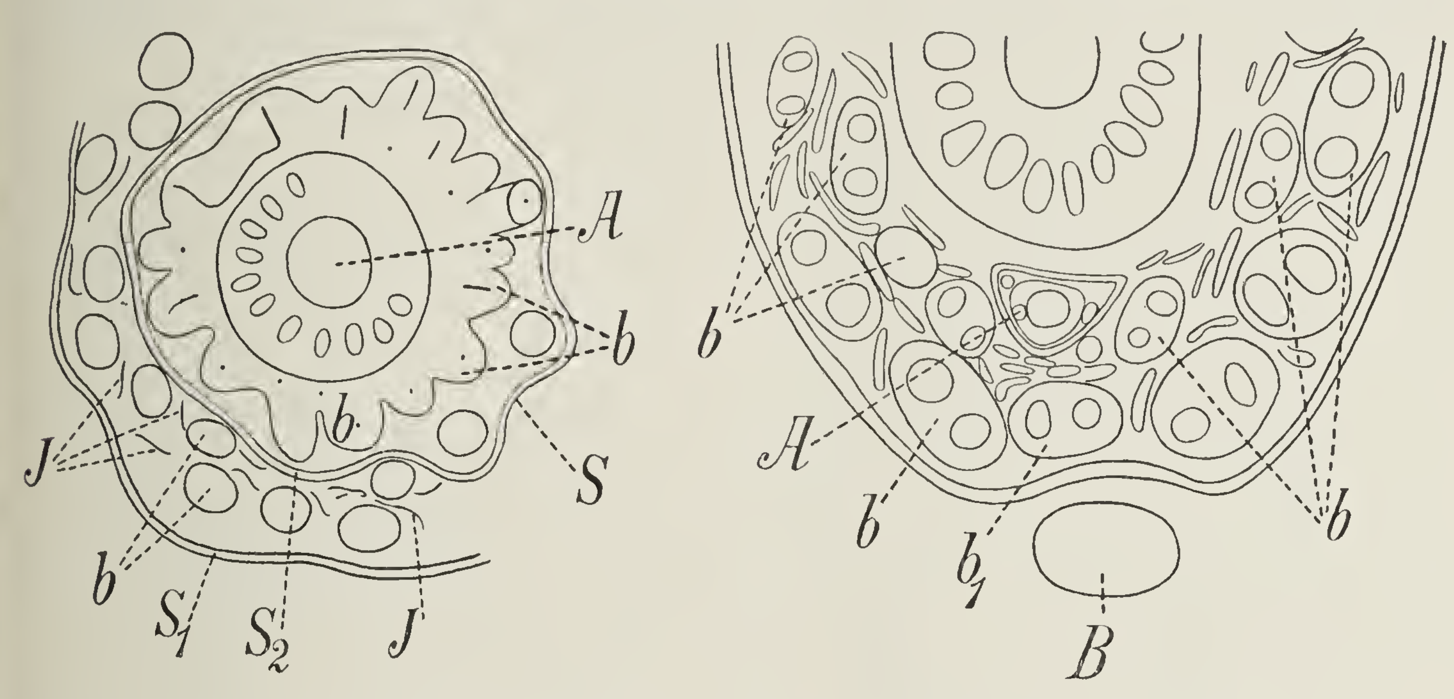


Fig. 3. Teil eines Querschnittes durch den unteren Teil einer Knospe. *A* Zentralzylinder der Hauptachse; der ihn umgebende Kurztrieb zeigt die Blätter (*b*) an ihrer Basis getroffen S_1, S_2 Blattscheiden. *J* Intravaginalschuppen des weiter nach außen liegenden Kurztriebes. Deckblätter der Kurztriebe nicht sichtbar.

Fig. 4. Halber Querschnitt einer anderen Knospe; nur ein Blattwirtel mit dem Kurztriebdeckblatt (*B*) gezeichnet. *A* Achselsproß (seitlicher Langtrieb). In den Kurztriebblättern sind die beiden großen Interzellularräume angedeutet. b_1 Deckblatt des Achselsprosses *A*.

zahlreiche schleimabsondernde Intravaginalschuppen (*J* Fig. 3, in Fig. 4 sind sie nicht bezeichnet).

Außer diesen merkwürdigen Kurztrieben kommen auch Langtriebe vor. Sie stehen offenbar in der Achsel einzelner Blätter der Kurztriebe (Fig. 4). In Fig. 4 wäre das mit b_1 bezeichnete Blatt des Kurztriebes das, welches den axillaren Langtrieb *(A)* hervorbringt.

An schmächtigen Trieben unterbleibt das oben erwähnte „Herumgreifen" des Kurztriebes um den Langtrieb; die Blätter des ersteren stehen dann nur auf der dem Deckblatt zugewandten Seite.

Die zahlreichen an den unteren Knoten entspringenden Wurzeln bedürfen keiner besonderen Beschreibung.

b) Blüten.

Die Blütenstände besitzen zwei Blüten, die von einer oberen Scheide ohne Laubblatt und einer unteren mit einem kürzeren Laubblatt umgeben sind.

Die Blüten waren stets kleistogame, der Griffel so gebogen, daß die mit Haaren besetzte Narbe unmittelbar auf die Spitze der Antheren des einzigen vollständig entwickelten Staubblattes zu liegen kommt (Fig. 5, II). Wie es scheint öffnet sich die mit einem wohl entwickelten Endothecium versehene Anthere, so daß die Bestäubung innerhalb der geschlossen bleibenden Blütenhülle, welche sehr zart ist, vor sich gehen kann. Außer dem einen wohlentwickelten Staubblatte sind noch ein bis zwei (meist zwei) Staminodien vorhanden. Die künstlich geöffnete

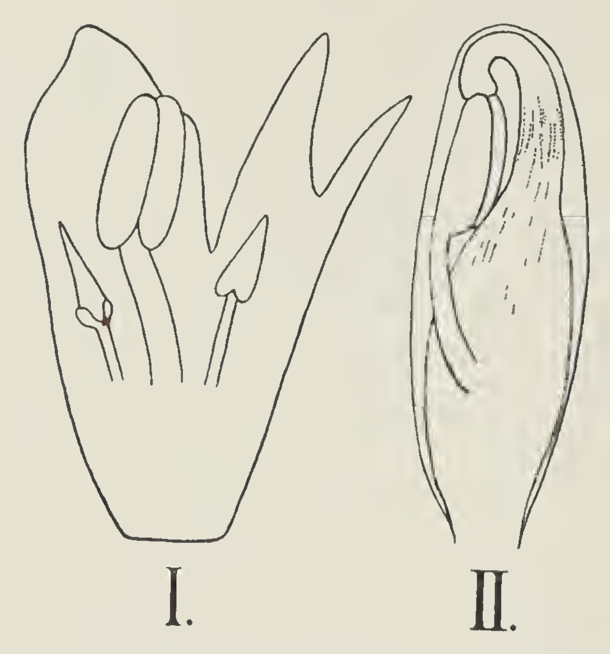


Fig. 5. I. Ausgebreitete Blüte mit einem Staubblatt und zwei Staminodien. II. Blüte von außen, am Griffel und am Fruchtknoten sind die durch Myriophyllinschläuche dunkel erscheinenden Stellen angedeutet.

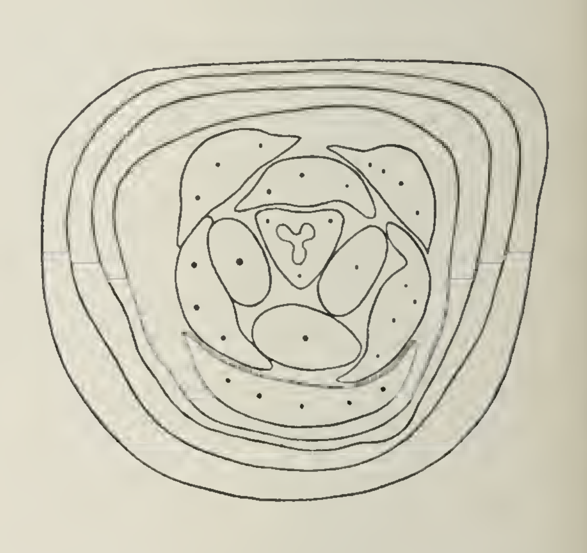


Fig. 6. Querschnitt durch die einblütige Infloreszenz von Heteranthera graminea.

Blüte (Fig. 5, I) zeigt, daß an ihnen noch eine Anthere angedeutet ist, die Pollenbildung unterbleibt.

Ehe auf die Deutung dieser Blüten eingegangen wird, sei zunächst die Blüte von Heteranthera besprochen, mit der die von Hydrothrix am meisten übereinstimmt; es wird daraus hervorgehen, wie richtig Hooker die Stellung von Hydrothrix erkannt hat.

Heteranthera besitzt bekanntlich bei einigen Arten drei ungleich stark entwickelte Staubblätter, was mit der Dorsiventralität der Blüten im deutlichsten Zusammenhang steht. Das unterste Staubblatt ist das größte, es gehört dem äußeren Staubblattkreis an. Diesem rechnet Eichler[1]) auch die beiden kleineren Staubblätter zu. Indes kann es

1) A. W. Eichler, Blütendiagramme I, pag. 165, 1876.

keinem Zweifel unterliegen, daß sie dem inneren Staubblattkreise zugehören. Dies geht ohne weiteres hervor daraus, daß sie je einer der drei Plazenten gegenüberstehen, also mit zweien der drei Fruchtblätter alternieren, während das größere Staubblatt dem unteren Fruchtblatt gegenübersteht. Der Schnitt durch die einblütige Infloreszenz von H. graminea (Fig. 6) zeigt dies deutlich. Es entspricht diese Förderung der unteren Staubblätter ebenfalls der Gesamtsymmetrie der Blüte; die drei Staubblätter sind hier übrigens an Größe kaum verschieden, im Gegensatz zu anderen Arten, namentlich zu H. zosteraefolia.

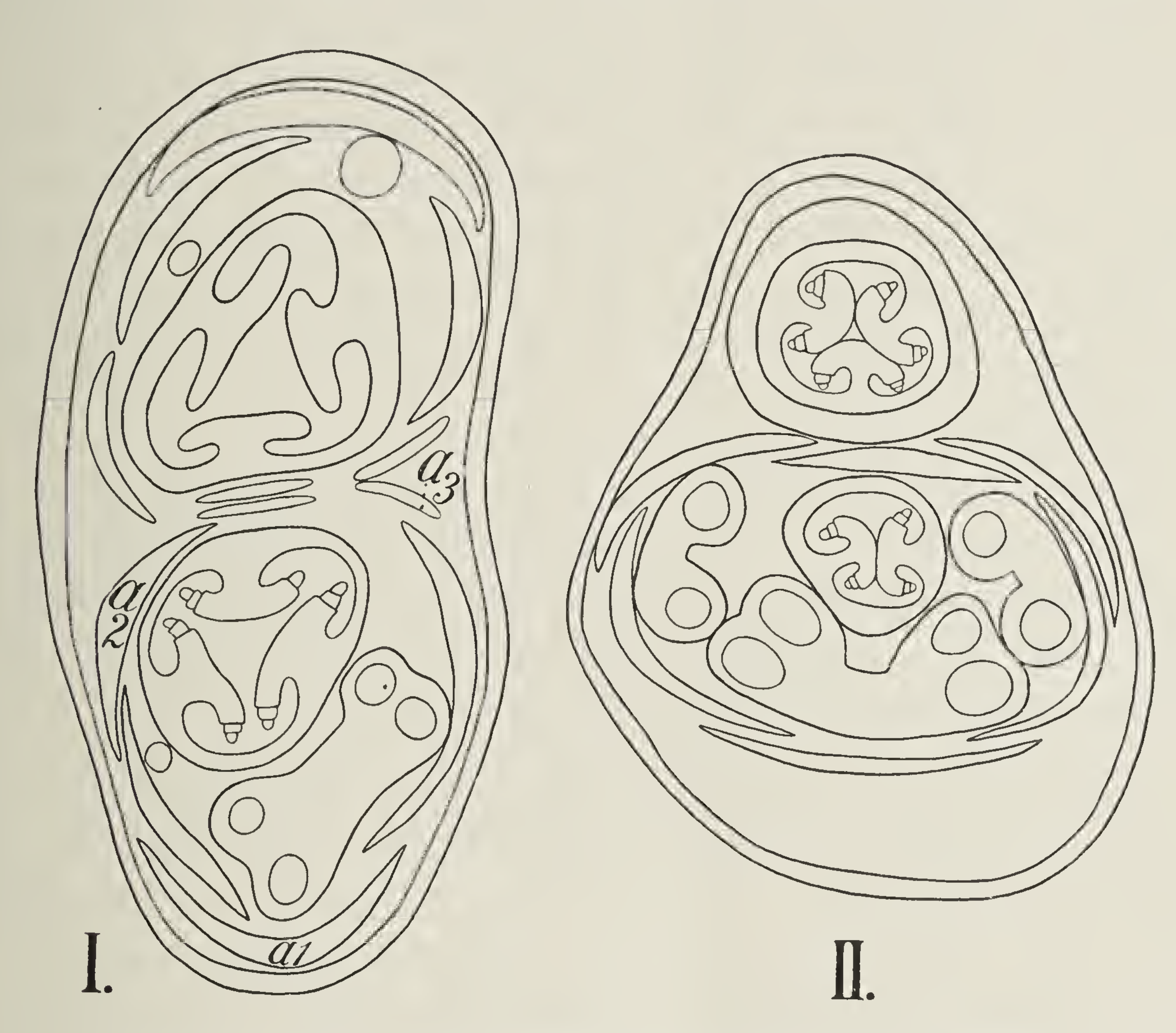


Fig. 7. I. Querschnitt durch eine Infloreszenz von Hydrothrix Gardneri. II. Querschnitt durch eine Infloreszenz von Heteranthera zosteraefolia.

In Fig. 7, II ist ein Querschnitt durch die Infloreszenz von H. zosteraefolia abgebildet. Diese ist wie die von Hydrothrix zweiblütig. Die obere Blüte (die Primanblüte) ist tiefer getroffen als die untere, bei ersterer sieht man nur den Fruchtknoten und den verwachsenen Teil der Blütenhülle. In der unteren Blüte ist zufällig eines der drei Fruchtblätter fehlgeschlagen und zwar das auf der Ober- (der Minus) seite der Blüte stehende. Dies ist insofern von Interesse, als dies Fruchtblatt bei anderen Pontederiaceen (so bei Pontederia) normal fehlschlägt. Die beiden Staubblätter des inneren Staubblatt-

kreises haben scheinbar nur zwei Pollensäcke. Dies rührt daher, daß zwei Pollensäcke jedes Staubblattes kürzer sind als die zwei anderen — auch ein Zeichen von Reduktion.

Vergleicht man mit diesem Infloreszenzquerschnitt den von Hydrothrix (Fig. 7, I), so tritt die Übereinstimmung ohne weiteres hervor, nur sind die Blüten etwas schräg nach außen orientiert; damit hängen einige Ungleichmäßigkeiten in der Ausbildung der einzelnen Blütenteile zusammen. In der nach unten gekehrten Blüte (Fig. 6, I) ist das äußere Perigon durch die mit a_1, a_2, a_3 bezeichneten Blattzipfel dargestellt, wobei a_3 auffallend klein ist. Daß a_2 und a_3 das zwischen ihnen stehende sehr kleine Blatt des inneren Perigonkreises nicht decken, ist wohl nur zufällig (Verschiebung beim Schneiden). Das eine Staubblatt steht a_1 gegenüber, ist aber auch etwas schief nach außen verschoben, ebenso das einzige Staminodium, das in jeder Blüte getroffen ist (häufiger sind je zwei vorhanden). Die beiden Blüten sind so beschaffen, daß die Infloreszenz durch eine Teilungsebene in zwei spiegelbildlich annähernd gleiche Hälften geteilt werden kann, ein Fall, der ja auch für andere Monokotylen bekannt ist.

Hooker scheint übrigens Exemplare mit stärker entwickelten gestielten Infloreszenzen und kräftigerem Perigon, als sie meine Pflanzen besaßen, vor sich gehabt zu haben. Es ist wahrscheinlich, daß die Pflanze auch mit chasmogamen Blüten vorkommt, namentlich dann, wenn sie nicht tief untergetaucht wächst.

Kleistogame Blüten sind für andere Pontederiaceen von Solms-Laubach beschrieben worden[1]). Wenn er bei Heteranthera die drei hinteren Staubblätter als unterdrückt betrachtet (nicht die drei des äußeren Stammblattkreises wie Eichler), so stimmt dies ganz überein mit der oben gegebenen Darstellung. Bei Heteranthera Kotschyana und H. Potamogeton sind alle kleistogamen Blüten nur mit einem Staubblatt versehen. Der Verfasser sagt: „Ich vermute, daß dieses auf Schwinden der beiden seitlich unteren Antheren des inneren Kreises beruht, kann mich aber nicht bestimmt darüber aussprechen“. Es dürfte das Vorkommen der Staminodien bei Hydrothrix wohl alle Zweifel über die Richtigkeit dieser Vermutung beseitigen.

Inwieweit auch bei jenen Heteranthera-Arten Exemplare mit nur kleistogamen Blüten vorkommen, läßt sich nur durch Untersuchung einer großen Anzahl von Pflanzen feststellen. Daß die chasmogamen Blüten

---

1) H. Graf zu Solms-Laubach, Über das Vorkommen kleistogamer Blüten bei den Pontederiaceen. Bot. Zeitg. 1883, pag. 302.

mancher Pflanzen durch bestimmte Umstände ganz unterdrückt werden können, ist bekannt.

Bekanntlich sind bei den Pontederiaceen die Infloreszenzen terminal und werden dann durch einen Achselsproß zur Seite gedrängt.

Es lag also nahe, dasselbe auch für Hydrothrix anzunehmen. Indes ergab sich, daß hier die Infloreszenz zwar nahe dem Scheitel aber deutlich axillär auftritt (Fig. 8, *Jf*). Es mag dies mit dem Vorhandensein von Kurztrieben zusammenhängen, die ja anderen Pontederiaceen fehlen. Die Infloreszenzen stehen an Stelle eines Kurztriebes.

Von den beiden Blüten ist selbstverständlich die eine als End-, die andere als Seitenblüte zu betrachten. Indes teilt sich der Vegetationspunkt der Infloreszenz in zwei anscheinend gleichgroße Stücke, von denen jede zu einer Blüte wird.

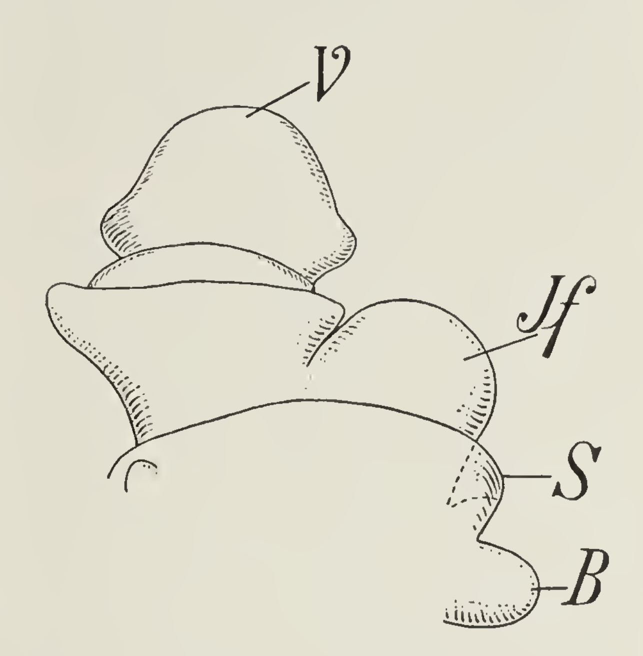


Fig. 8. Freipräparierte Sproßspitze. *Jf* Junge Infloreszenz, *B* deren Deckblatt, *S* dessen Scheide, *V* Vegetationspunkt des Langtriebes.

2. Anatomie.

Hydrothrix gehört zu den nicht zahlreichen Wasserpflanzen, die — wenigstens an den untersuchten Exemplaren — gar keine Spaltöffnungen, auch keine Wasserspalten besitzen. Daß sie im übrigen die oft beschriebenen Eigentümlichkeiten submerser Gewächse aufweisen, bedarf kaum der Erwähnung, noch weniger ausführlicher Schilderung.

Bemerkt sei nur folgendes:

Die Blätter besitzen ein einziges Leitbündel — (was Hooker unter den „Nervi paralleli valde obscuri" meint, ist mir nicht klar geworden) — dessen Gefäßteil bald zerstört wird. Ihre Spitze wird — wie dies ja auch bei anderen Wasserpflanzen bekannt ist — frühzeitig desorganisiert, die Zellen werden hier hyalin und verschwinden. Raphiden (von Hooker als Cystolithen bezeichnet, aber deutlich als Raphiden abgebildet) finden sich sowohl in den Blättern als in den Sproßachsen.

Die Blätter wie die Sproßachsen sind durch Diaphragmen gekammert. In die Langtriebblätter tritt ein Leitbündel, das sich vom Zentralzylinder der Sproßachse abzweigt. Die Leitbündel der Kurztriebblätter stehen an der Basis miteinander durch Queranastomosen in

Verbindung und durch diese auch mit dem in das Langtriebblatt ausbiegende Leitbündel. Der Kurztrieb zeigt also seine Beschaffenheit als lediglich blattragender, sozusagen indifferenter Wulst auch anatomisch, man könnte aus seinem anatomischen Bau durchaus nicht seine Sproßnatur erkennen.

Vom Bau der Sproßachse sei erwähnt, daß in dem Zentralzylinder distinkte Leitbündel nicht zu unterscheiden sind. Man sieht wohl Gefäßgruppen, die später zerstört werden, und kleinzellige, wohl als Siebröhrenteile anzusprechende Zellgruppen, aber eine bestimmte Lagenbeziehung zwischen beiden war nicht nachzuweisen. Auch das ist eine Erscheinung, die sich bei anderen submersen Gewächsen wieder findet.

Besonders bemerkenswert sind die Sekretbehälter, welche Hooker als „resin canals" bezeichnet — wohl wegen der dunklen Farbe, die ihr Inhalt beim Trocknen (und beim Alkoholmaterial) annimmt. Es handelt sich indes nicht um Harzgänge, sondern offenbar um Zellen, deren Inhalt die Raciborski'sche Myriophyllinreaktion[1]) gibt. Sie kommen auch bei anderen Pontederiaceen vor. Der Inhalt färbt sich mit Eisenchlorid braun, mit Vanillinsalzsäure tritt sofort Rotfärbung ein, auch mit Diphenylaminschwefelsäure (etwas erwärmt). Bei Heteranthera graminifolia sind solche Myriophyllinzellen anzutreffen in der Epidermis (spärlich) und im Mesophyll in den Diaphragmen. Bei H. zosteraefolia nur im Mesophyll, bei Eichhornia azurea[2]) im Mesophyll. Allein nirgends treten sie in so großen Mengen auf wie bei Hydrothrix, wo die Myriophyllinzellen am Alkoholmaterial durch ihren dunkelbraunen Inhalt sehr auffallen. Sie finden sich als ungemein langgestreckte Zellen in der Epidermis der Blätter (Fig. 9 *M*), auch am Stamm, in den Blattscheiden sind die Myriophyllinzellen viel kleiner. Am Griffel des Fruchtknotens stehen sie in solcher Menge zusammen, daß er stellenweise ganz dunkel erscheint.

Wenn Hooker Hydrothrix als eine Sektion oder ein „aberrant membran" der Pontederiaceen betrachtete, so findet diese Auffassung durch die vorstehenden Mitteilungen lediglich eine Bestätigung; sowohl die Untersuchung der Blüten als die Myriophyllinbehälter sprechen durchaus für die Zugehörigkeit zu dieser Familie. Ebenso der Samenbau, der ein stärkereiches Endosperm aufweist, in dessen Mitte der

1) Vgl. M. Raciborski, Über die Inhaltskörper der Myriophyllumtrichome. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1893, pag. 348.

2) Hooker führt nach einer Mitteilung von Balfour an: „that reservoirs of a similar red resin are found in Eichhornia", a. a. O. pag. 93.

Embryo liegt. Die äußerste Schicht der Samenschale ist dünnwandig und schleimhaltig wie die vieler (vielleicht aller) Podostemaceen. Indes würde eine anatomische Schilderung des Samenschalenbaues kaum von Interesse sein.

Außer den Übereinstimmungen mit den Pontederiaceen zeigt Hydrothrix auch einige Abweichungen und Besonderheiten.

Sind diese oben beschriebenen Gestaltungsverhältnisse als „Anpassungen" verständlich?

In gewissem Sinne ja. Was zustande kommt: das Auftreten zahlreicher dünner, haarförmiger Blätter, von denen Hydrothrix ja ihren Namen hat, entspricht dem, was wir bei vielen anderen submersen Wasserpflanzen antreffen[1]), nur daß es sich bei diesen um fein zerteilte Blätter handelt, bei Hydrothrix um Einzelblätter, die auf einem Kurztrieb stehen. Physiologisch wird die Wirkung aber in beiden Fällen dieselbe sein. Morphologisch ist sie auf ganz andere Weise zustande gekommen, und zwar wie oben bemerkt, ohne daß dafür sonst eine Analogie vorliegen würde. Das einzige andere ähnliche Beispiel, das man allenfalls heranziehen könnte, ist das der sonderbaren Kurztriebe von Weddelina squamulosa[2]), deren außerordentlich reduzierte Blätter gleichfalls denen der Langtriebe gegenüber ein Beispiel von Heterophyllie darstellen. Selbstverständlich handelt es sich nur um eine entfernte Analogie, denn wenn B. Clarke (wie Hooker anführt) anfangs an eine Verwandtschaft von Hydrothrix mit den Podostemaceen dachte, so konnte dies nur so lange der Fall sein, als man Hydrothrix noch ganz unvollständig kannte.

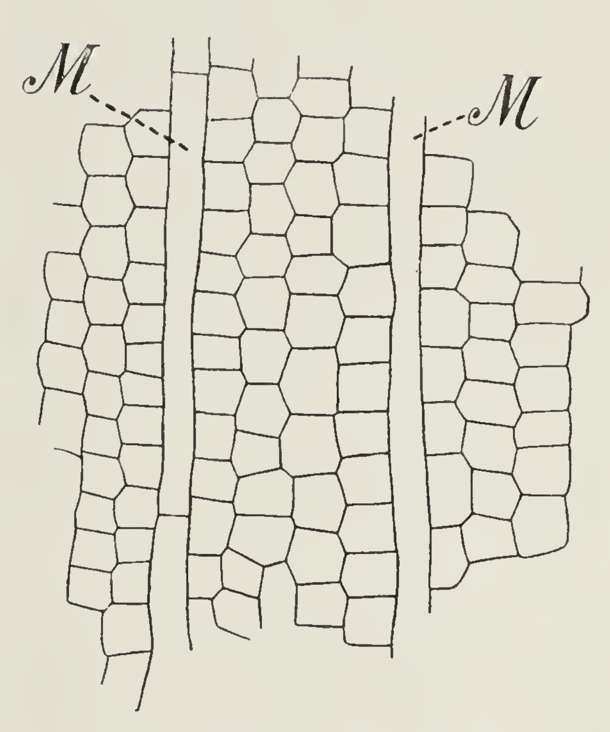


Fig. 9. Stück einer Blattoberfläche mit langgestreckten Myriophyllinschläuchen.

Hydrothrix stellt aufs neue ein Beispiel dafür dar, daß submerse Pflanzen aus den verschiedensten Abteilungen des Pflanzenreiches gemeinsame Züge in ihrem Baue aufweisen. So die Reduktion der Spaltöffnungen und der Gefäßbildung, sowie den Bau des Zentralzylinders des Sprosses.

1) Vgl. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, pag. 306 ff.

2) Vgl. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, pag. 350 und Wächter, Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora 1897, Bd. LXXXIII, pag. 386 ff.

Betreffs der Spaltöffnungen habe ich früher[1]) eine Zusammenstellung gegeben, welche sich leicht noch vervollständigen ließe[2]). Sie zeigt, daß die submersen Pflanzen sich zwar nicht alle gleich verhalten, daß aber eine Hemmung in der Ausbildung der Spaltöffnungen — die soweit gehen kann, daß die Fähigkeit Spaltöffnungen zu bilden, überhaupt verloren ist — außerordentlich verbreitet ist. Daß es sich dabei um Mutationen handeln soll, die ohne Beziehung zu den Lebensbedingungen auftraten, erscheint äußerst unwahrscheinlich. Die Einwirkung des Mediums ist freilich keine so einfache und nach dem Nützlichkeitsprinzip verlaufende, wie man teilweise annahm[3]), wenn sie aber gar nicht vorhanden wäre, so wäre die Übereinstimmung so vieler den verschiedensten Pflanzengruppen angehöriger Wasserpflanzen einer der merkwürdigsten „Zufälle", die man sich denken kann. Zum mindesten muß man — wenn man keine direkte Beziehung zwischen Standort und Gestaltung gelten lassen will — annehmen, daß das Leben im Wasser eine Bedingung für das Auftreten der letzteren ist. Denn extrem „angepaßte" Wasserpflanzen sind außerhalb des Wassers überhaupt nicht existenzfähig, sie können nicht, wie de Vries[4]) das für die xerophilen Pflanzen annimmt, an die Orte, wo für andere Pflanzen ungünstige Bedingungen herrschen, gewandert sein und dort sich erhalten haben, obwohl sie — menschlich gesprochen — eigentlich lieber wo anders wären.

In den Blüten von Hydrothrix fanden wir eine Reduktion, speziell im Androeceum, von der typischen Sechszahl der Staubblätter bis auf ein einziges. Es fragt sich, wieweit solche Reduktionen als nachweisbare (nicht nur durch Vergleich erschlossene) Erscheinungen bei anderen Monokotylen auftreten.

Dabei können die Liliifloren außer Betracht bleiben, da bei diesen wohl niemand die Ableitung der reduzierten Formen vom „typischen Monokotylendiagramm" bezweifelt. Dagegen hat man bei anderen Reihen diesen Anschluß teilweise bezweifelt. So sagt z. B. Engler[5]): es fehle bezüglich der einseitigen Entwicklung des Androeceums wie betreffs des endospermlosen Samens an jeglichem Mittelglied zwischen Orchideen und

---

1) Pflanzenbiologische Schilderungen, pag. 241.

2) Es sei namentlich auf die Angaben von Montesantos über Blyxa, Ottelia und Stratiotes verwiesen. Flora 1912, Bd. CV.

3) Vgl. darüber z. B. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, pag. 59.

4) de Vries, Plant breading, 1907, pag. 350.

5) A. Engler, Die systematische Anordnung der monokotyledonen Angiospermen.

Liliifloren. Nun hat aber schon Payer nachgewiesen, daß bei Calanthe fünf Staubblätter angelegt werden (von denen nur eines ausgebildet wird). Capeder[1]) fand bei Cypripedium barbatum sogar sechs, bei C. Calceolus fünf Staubblätter angelegt, bei den Ophrydeen sind außer dem einen fertilen Staubblatt des äußeren Kreises auch zwei des inneren Staubblattkreises als Rudimente vorhanden, ebenso bei Epipactis und Microstylis. Bei Listera und Goodyera sind diese rudimentäre Staubblätter ganz unterdrückt, wie es denn bekanntlich alle Übergänge zwischen Verkümmerung und Nichtanlegung gibt.

Besonders umstritten sind die Glumifloren. Sicher ist, daß sowohl bei Gramineen als bei Cyperaceen Formen existieren, welche das typische Monokotylendiagramm ganz oder mit nur kleinen Modifikationen aufweisen (bei den Gramineen Streptochaeta, bei den Cyperaceen z. B. Oreobolus). Schon die Reduktion der Samenanlagen auf eine einzige zeigt, daß auch diese Formen eine lange Geschichte hinter sich haben, die sich auch in den weiteren Schicksalen der Blüten bei den Gräsern verfolgen läßt und mit Formen endigt, bei welchen das Perigon (von der Palea superior abgesehen) zu den Lodiculae umgebildet, nur ein Staubblattkreis erhalten ist (der auf das mediane Staubblatt weiter reduziert sein kann) und von den drei Fruchtblättern nur noch zwei zur Ausbildung gelangen[2]).

Viel weiter geht die Reduktion bei manchen Cyperaceen[3]): Die Blütenhülle verschwindet ganz, die männlichen Blüten bestehen nur aus einem Staubblatt, die weiblichen aus einem Fruchtknoten; daß diese Blütenverhältnisse sich von Zwitterblüten ableiten, ist unzweifelhaft; bei den Eriocaulaceen z. B. werden die getrenntgeschlechtlichen Blüten deutlich noch zwitterig angelegt[4]).

Diese Reduktionen sind keine nur theoretisch angenommenen, sondern, wie die angeführten Beispiele zeigen, vielfach entwicklungsgeschichtlich oder durch Übergangsformen noch deutlich nachweisbaren. Sie legen die Annahme eines analogen Vorganges auch in solchen Fällen nahe, wo er nicht mehr direkt zu verfolgen ist.

---

1) Capeder, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 368.

2) Vgl. Schuster, Über die Morphologie der Grasblüte (Flora 1909, Bd. C) und die dort angeführte Literatur.

3) Vgl. Goebel, Über den Bau der Ährchen und Blüten einiger javanischen Cyperaceen. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg 1888, Vol. VII, pag. 120 ff.

4) Vgl. Ronte, Beiträge zur Kenntnis einiger Tropenpflanzen. Flora 1891, Bd. LXXIV, pag. 517 ff.

Zusammenfassung.

1. Hydrothrix Gardneri besitzt sehr eigentümliche Kurztriebe, deren Sproßachse nur als die Hauptachse (an der die Kurztriebe stehen), umfassender Wulst ausgebildet ist.

2. Die Blätter von Lang- und Kurztrieben sind verschieden, erstere besitzen eine stengelumfassende, mit einer „Axillarstipel“ vereinigte Scheide, letztere sind scheidenlos.

3. Die Infloreszenzen sind axillär, ihre beiden Blüten scheinbar monandrisch und kleistogam. Der Bau des Androeceums stimmt mit dem von Heteranthera überein, d. h. es sind ein Staubblatt des äußeren Kreises und zwei des inneren entwickelt, letztere hier aber nur als Staminodien, von denen eines auch fehlen kann.

4. Anatomisch zeigt Hydrothrix die typischen Bauverhältnisse submerser Pflanzen. Im Zentralzylinder der Langtriebe ließ sich die Zusammengehörigkeit bestimmter Gefäß- und Siebröhrenteile nicht mehr nachweisen. Bemerkenswert ist das reichliche Vorkommen von Myriophyllinzellen.

5. Die von Hooker erkannte Zugehörigkeit dieser merkwürdigen Wasserpflanze zu den Pontederiaceen findet durch die vorliegenden Untersuchungen Bestätigung.

Das Schicksal der Icones Hepaticarum.

Nachdem der Unterzeichnete an 500 Interessenten ein Zirkular verschickt hat, welches zum Abonnement auf die geplanten Abbildungen der Hepaticae auffordert, haben sich auf diese Anregung hin 12 Interessenten zum Bezug dieses Werkes bereit erklärt.

Es ist also gar kein Interesse für die Icones Hepaticarum vorhanden und das Unternehmen als völlig gescheitert zu betrachten.

F. Stephani.

Über kontraktile Luftwurzeln.

Von **M. Nordhausen**, Kiel.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Die Fähigkeit vieler Wurzeln, sich zu verkürzen, ist eine Erscheinung, die im Pflanzenreich recht verbreitet ist. Nachdem zuerst Stroewer (pag. 44) ihr weiteres Vorkommen bei verschiedenen Pflanzen festgestellt hatte, konnte Rimbach (II, pag. 4) auf Grund ausgedehnter Beobachtungen 70 Spezies aufzählen, die den Mono- und Dikotylen angehören. Stets handelt es sich um krautige, meist ausdauernde Gewächse. Bei Kryptogamen und phanerogamen Holzpflanzen sind sie bisher nicht festgestellt worden.

Die Zugwurzeln der erwähnten Pflanzen sind stets Erdwurzeln[1]). Morphologisch besitzen sie bald den Charakter von Haupt-(Pfahl-) bzw. Seitenwurzeln, bald den von Adventivwurzeln. Sie können sich streckenweise bis zu 70 % verkürzen, nehmen dabei aber nicht unbeträchtlich an Dicke zu. Wie zuerst de Vries[2]) nachwies, findet die Verkürzung außerhalb der eigentlichen Zuwachszone statt und wird hauptsächlich durch die innere Rinde, sowie bei fleischigen Dikotylenwurzeln auch durch das zartwandige Parenchym des sekundären Holzkörpers verursacht. Die übrigen Teile verhalten sich passiv und stehen unter Druckspannung. Einzelne widerstandsfähigere Elemente, wie Leitbündel und Epidermis, werden unter Umständen wellig verbogen, in welch letzterem Falle die Wurzeloberfläche mit Querrunzeln bedeckt erscheint. Es ist verständlich, daß das Vorkommen größerer Mengen dickwandiger und verholzter Zellen im Innern der Wurzel die Verkürzung behindern muß und wie de Vries (pag. 40, 41) und Rimbach (II, pag. 20) hervorheben, auch augenscheinlich vermieden wird.

Von diesem gewöhnlichen Typus der Zugwurzeln weichen gewisse Wurzeln der Moracee Coussapoa Schottii Miq., denen nach meinen Beobachtungen die Fähigkeit, sich zu kontrahieren, ebenfalls zukommt, in einer Reihe von Punkten wesentlich ab, so daß man von einem besonderen Typus zu sprechen berechtigt ist. Zunächst handelt es sich

---

1) Vgl. pag. 124.

2) Ältere Literatur findet sich daselbst angegeben.

nämlich um ein Holzgewächs, und zwar einen ansehnlichen Baum. Weiterhin sind die betreffenden Wurzeln typische Luftwurzeln. Sie führen ferner vom Beginn der Kontraktion an, sowie während ihres Verlaufes, der mit dem sekundären Dickenwachstum parallel geht, reichlich dickwandige und verholzte Zellelemente, besonders Holz- und Bastzellen. Am eigenartigsten ist aber der äußere Verlauf der Kontraktion selbst. Dadurch, daß nämlich stets nur eine Längshälfte einer Wurzel an der Verkürzung teilnimmt, kommt es zur Bildung von mehr oder minder korkzieherartigen Windungen, wie wir sie z. B. bei vielen Ranken zu sehen gewohnt sind (vgl. Fig. 4). Wie bei letzteren kommt dann auf indirektem Wege, nach dem Prinzip einer gespannten Spiralfeder, die eigentliche Spannung zustande, ohne daß jedoch, wie dort, eine Kontaktreizbarkeit mitspielte.

Meine Beobachtungen stellte ich an zwei Gewächshausexemplaren unseres Palmenhauses an[1]. Es sind dies zwei Bäume von ca. 3,5 bzw. 4,5 m Höhe. Trotz ihres, offenbar durch die Kultur bedingten, relativ langsamen Wachstums — sie sind ca. 15—20 Jahre alt —

1) Bezüglich der Identifizierung unserer Pflanzen wurden einige Feststellungen nötig, die sich mangels Blüten und Früchten etwas umständlich gestalteten. Sie seien hier kurz wiedergegeben, wobei gleichzeitig den Herren Privatdozent Dr. E. Lehmann und Oberlehrer Dr. E. Pritzel für ihre freundliche Hilfe, sowie den Vorständen des Berliner und Münchener Museums, den Herren Geheimräten Prof. Dr. Engler und Prof. Dr. Radlkofer für die leihweise Überlassung von Herbarmaterial mein verbindlichster Dank ausgesprochen sei.

Pflanzen, die mit unseren Kieler Exemplaren durchaus übereinstimmen, wurden bzw. werden z. T. noch jetzt in verschiedenen botanischen Gärten unter ganz verschiedenen Namen kultiviert. Am häufigsten kehrt die Bezeichnung Brosimum Alicastrum wieder, unter welchem Namen auch bis jetzt die Kieler Pflanzen gingen, ferner: Brosimum microcarpum (München, Berlin), Br. spurium (Petersburg), Ficus spuria (Berlin), Coussapoa Schottii Miq. (Tübingen) usw. Die Zugehörigkeit zu dem letzten, offenbar richtigen Namen (zu Brosimum gehören die Pflanzen nicht. Vgl. Swartz, pag. 17), der auch die Einordnung im Berliner und Münchener Herbar entspricht, erscheint zunächst nicht ohne weiteres überzeugend, da die meisten der in ihrer Heimat Brasilien gesammelten Pflanzen z. T. recht erheblich von ihnen abweichen, allerdings auch unter sich stark variieren. Nur zwei Exemplare zeigen eine weitergehende Übereinstimmung (Ule, Herb. Brasil. No. 4862 und Glaziou No. 4983, bestimmt von Taubert). In letzter Linie geht die Bestimmung der Kulturpflanzen wohl auf Miquel, den Autor der C. Schottii, zurück. Neben einer var. lanceolata beschreibt er eine var. longifolia und nimmt dabei auf ein lebendes Exemplar des Münchener Gartens Bezug (Miquel, p. 137). Ein Stück eines solchen aus dem Jahre 1835 befindet sich noch jetzt im Münchener Herbar und stimmt vollständig mit unserer Pflanze überein. — Maßgebend für die Be-

machen sie mit ihrem glattrindigen Stamm und Ästen und deren regelmäßiger Verzweigung ganz den Eindruck normal ernährter, durchaus nicht kümmerlicher Pflanzen. In ungefähr 1 m Höhe messen die Stämme 3,5 cm im Durchmesser. Hier liegt auch das Maximum ihrer Dicke, denn nach der Basis zu nimmt diese nicht unerheblich ab, so daß sie z. B. bei der einen Pflanze in ca. 30 cm Höhe nur noch 2 cm beträgt. In entsprechendem Maße sind aber eine größere Zahl kräftiger, stelzenartiger Luftwurzeln, die den Stamm stützen, hinzugetreten. Diese bilden nur einen Teil der uns hier näher interessierenden Luftwurzeln, welche in sehr großer Zahl vorhanden sind und schon äußerlich der Pflanze ein eigenartiges Gepräge geben. Namentlich im Sommer zeigen sie ein recht lebhaftes Längenwachstum und umkleiden in dichtem, eigenartig lockigem Gewirr den Stamm bis zu 1,25—1,50 m Höhe, gleichsam als ob ein tropischer Epiphyt sich auf ihm angesiedelt hätte (vgl. Fig. 1). Die Mehrzahl von ihnen ist sehr dünn und besitzt nur einen Durchmesser von ca. 0,3—0,8 mm, doch gibt es eine Anzahl dickerer Wurzeln, die einen Durchmesser von 8—10 mm, an ihrer Basis sogar über 15 mm aufweisen.

Genauer betrachtet lassen sich, abgesehen von den eigentlichen Erdwurzeln, die in mächtigen Schöpfen aus den unteren Abflußöffnungen der Kübel hervortreten, zwei Arten von Luftwurzeln unterscheiden. Es sind dies einmal lange Luftwurzeln, die ihren Ursprung direkt aus dem Stamm nehmen und anfänglich senkrecht zu diesem, sehr bald aber in vertikaler Richtung nach unten wachsen und ferner als deren Auszweigungen kürzere Seitenwurzeln. Beide sind in den jungen Teilen dicht mit äußerst kurzen Wurzelhaaren bekleidet.

Die hier nur kurz zu behandelnden Seitenwurzeln werden kaum länger als 10—20 cm und bleiben stets sehr dünn, d. h. 0,3—0,6 mm. Sie wachsen in horizontaler Richtung; offenbar sind sie transversalgeotropisch, außerdem aber ausgesprochen negativ heliotropisch. Sie bilden die Hauptmasse des schon erwähnten Wurzelfilzes. Ein Teil von ihnen umklammert auch nach Art der Aroideen-Haftwurzeln den Stamm bzw. dessen Stützpfahl. Hydrotropismus, sowie eine recht weitgehende Kontaktreizbarkeit, dürften in diesen Fällen ihre Wachstums-

---

stimmung sind die einzelnen, zusammengerollten Stipeln, die eigenartige Behaarung und vor allem die Umrollung des Blattrandes an der Spreitenbasis, Merkmale, die bei unseren Pflanzen charakteristisch hervortreten. — Erwähnt sei noch, daß schon Miquel das Vorkommen von zahlreichen Luftwurzeln an den Gewächshausexemplaren hervorhebt, was auf den später noch genauer zu erwähnenden epiphytischen Charakter unserer Pflanzen hinweist.

richtung bestimmt haben. Ohne Unterlage oder Zufuhr von Feuchtigkeit sterben sie bald ab, scheinen aber auch sonst kurzlebig zu sein. Die Stammbasis ist frei von ihnen. Anatomisch sind sie von den übrigen Luftwurzeln nicht merklich verschieden. Biologisch spielen sie wohl die Rolle von Haftwurzeln.

Mehr interessieren uns die erstgenannten, längeren Luftwurzeln. Je nach der Höhe, in der sie in akropetaler Reihenfolge am Stamm, vereinzelt auch an der Basis eines Astes, entspringen, besitzen sie sehr verschiedene Längen; die längsten maßen 2,25 m. Normalerweise gelangen sie bei vertikaler Wachstumsrichtung in den Erdboden, wo sie sich dann reichlich verzweigen. Tatsächlich wurde aber bei unseren Pflanzen dieses Ziel von einer größeren Zahl von Wurzeln überhaupt nicht, oder nicht direkt erreicht. Anscheinend war die nicht immer hinreichende Luftfeuchtigkeit daran schuld, daß ihre Spitzen nicht selten beschädigt wurden und abstarben. Alsdann bildeten sich allerdings in nächster Nähe eine bis mehrere Ersatzwurzeln, die aber leicht demselben Schicksal verfielen, so daß häufig eine längere Wurzel sich aus einer Reihe sympodial verketteter Stücke aufbaut, ähnlich wie dies übrigens an Luftwurzeln infolge anderer traumatischer Einflüsse verschiedentlich beobachtet worden ist (vgl. Goebel und W. Docters von Leeuwen). Derartige Wurzeln erscheinen auch im Gegensatz zu den fast kahlen, langen, kräftigen Wurzeln[1]) als eine korrelative Folge ihres kümmerlichen Spitzenwachstums förmlich übersät von Nebenwurzeln und mit diesen verfilzt. Dabei dürften die Nebenwurzeln nur wenig an eine bestimmte Entstehungsfolge gebunden sein, denn selbst an älteren, sekundär verdickten Wurzelstücken brachen sie zwischen schon vorhandenen älteren regelmäßig hervor.

Physiologisch sind die langen Luftwurzeln stets durch ihr offenbar positiv geotropisches Wachstum und das Fehlen einer merklichen heliotropischen Reaktion charakterisiert. Nur vereinzelt habe ich einen ganz schwach negativen Heliotropismus konstatieren können, und zwar besonders bei Ersatzwurzeln, was wohl als Rest des ursprünglichen Nebenwurzelcharakters zu deuten war. Außerdem vermögen sie aber auch erheblich in die Dicke zu wachsen.

Wie schon früher erwähnt, sind sie ursprünglich sehr dünn, 0,6—0,8 mm, und bleiben es auch, so lange sie nicht mit Feuchtigkeit in Berührung kommen. Sobald sie sich aber im Erdboden eingewurzelt

1) Reste von verkümmerten Nebenwurzeln lassen sich aber auch an ihnen stets nachweisen.

haben, nehmen sie, namentlich in ihren Basalteilen, in augenfälliger Weise an Dicke zu. Am leichtesten und schnellsten wird dies natürlich von den älteren, nahe am Erdboden entspringenden Wurzeln erreicht, die dann auch ansehnliche Dicke aufweisen und als Stelzwurzeln funktionieren. Letztere gehen übrigens, wiederum an gewisse Epiphyten erinnernd, häufig untereinander Verwachsungen ein, die durch das Dickenwachstum und die dichtgedrängte Lage der Wurzeln an der Stammbasis begünstigt wird. Eine gewisse Dickenzunahme läßt sich aber auch dann feststellen, wenn sie zwar nicht in den Erdboden, wohl aber in den schon genannten dichten Wurzelfilz, der den Stamm umkleidet, eindringen, wo ihnen naturgemäß nur recht nährstoffarmes Wasser zur Verfügung steht.

Zu bemerken ist noch, daß nicht selten die Seitenwurzeln mehr oder weniger den Charakter der Mutterwurzel annehmen können. Abgesehen von den früher erwähnten Ersatzwurzeln geschieht dies regelmäßig, wenn eine längere Wurzel sich im Erdboden fixiert hat. Es entspringen dann nacheinander in einer Höhe von wenigen Zentimetern bis zu fast $1/2$ m über dem Erdboden mehrere Seiten-

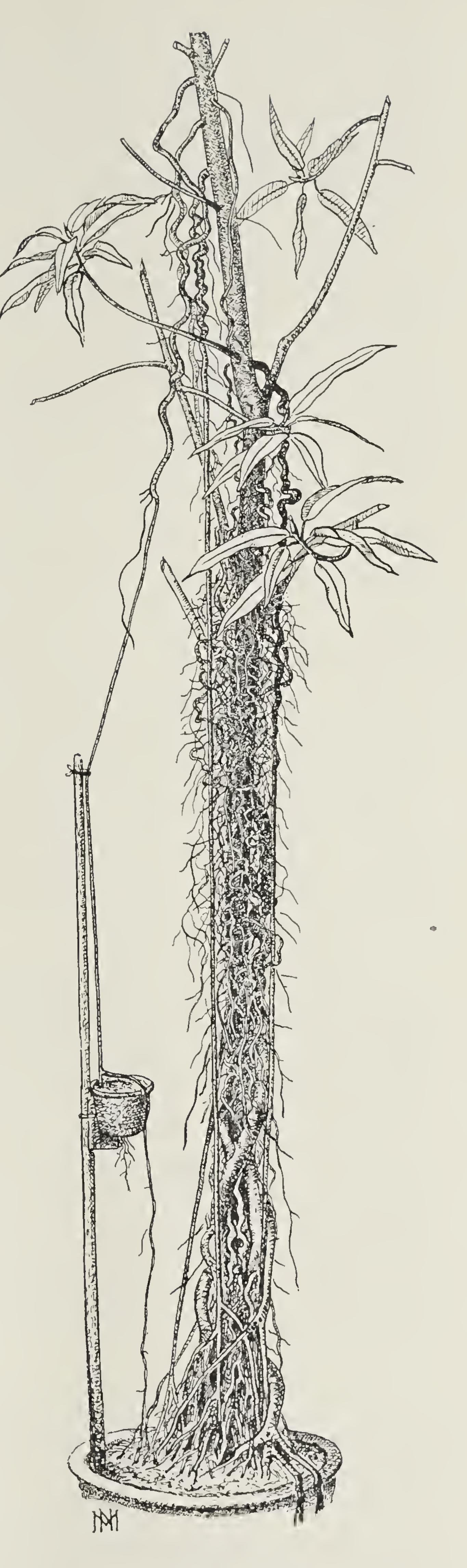

Fig. 1.

Fig. 1. Stammpartie des einen Baumes. Eine Anzahl längerer Luftwurzeln und einige Zweige sind fortgelassen. Links einer der angestellten, noch unvollendeten Versuche; eine stärkere Seitenwurzel ist über den Rand des kleinen Topfes nach unten in die Erde des großen Topfes gewachsen.

wurzeln, welche mehr oder minder steil abwärts in den Erdboden hineinwachsen[1]) und schnell an Dicke zunehmen, ja, bei günstiger Ernährung sehr schnell den Spitzenteil der Mutterwurzel an Dicke überholen (vgl. Fig. 1, Versuchswurzel). Daß sie zur Befestigung der Mutterwurzel wesentlich beitragen, bedarf kaum besonderer Erwähnung.

Alle längeren Luftwurzeln — möge es ihnen nun gelungen sein, den Erdboden zu erreichen, oder nicht — haben die Eigentümlichkeit, sich von einem gewissen Zeitpunkt an in ihren basalen Abschnitten scheinbar regellos zu verbiegen; auch Seitenwurzeln, die den Charakter von Hauptwurzeln angenommen haben, können sich genau wie diese verhalten. Dieser Vorgang, der den Wurzeln ein eigenartiges, lockenförmiges Aussehen gibt, erfolgt sehr langsam und erstreckte sich an unseren Pflanzen nachweislich über mehrere Jahre, so daß schon aus diesem Grunde von einer Kontaktreizbarkeit mit Rücksicht auf die äußere Ähnlichkeit mit Ranken nicht die Rede sein kann. An der Verbiegung beteiligt ist hauptsächlich eine Strecke von $^1/_4$—1 m, doch ist eine scharfe Grenze gegenüber dem geraden apikalen Teile nicht zu ziehen. An diesen Stellen ist auch die Cambiumtätigkeit bzw. das sekundäre Dickenwachstum besonders lebhaft. Während beides aber an allen übrigen Teilen der Wurzeln in konzentrischer Weise verläuft, erfolgt es hier ganz einseitig, so daß Holzkörper und Rinde stark exzentrisch werden. Die Konkavseite ist die im Wachstum begünstigte bzw. die allein wachsende.

Bevor wir auf weitere Einzelheiten eingehen, sei noch in Kürze ein Blick auf die innere Ausgestaltung der Wurzeln geworfen. Anatomisch lassen sich, wie schon gesagt, prinzipiell wichtige Unterschiede zwischen Haupt- und Seitenwurzeln nicht feststellen[2]). Ein Querschnitt durch das primäre Stadium einer längeren Luftwurzel zeigt einen 4—7 strahligen Zentralzylinder, der von einer zarten Endodermis umgeben ist. Das Mark, das im Zentrum aus einigen zarteren, nach der Peripherie hin aber aus dickwandigen Zellelementen besteht, sowie der größte Teil der primären Rinde erweisen sich schon frühzeitig verholzt. Aus der Epidermis entspringen eine große Zahl kurzer

1) Nicht selten verfehlen sie ihr Ziel und wachsen über den Topfrand hinaus nach unten, wo sie, wenn möglich, an dem feuchten Boden des Gewächshauses weiterkriechen (vgl. Fig. 1).

2) Es mag darauf hingewiesen sein, daß Keller (pag. 29, 30) bei Brosimum Alicastrum nur geringe Unterschiede zwischen Luft- und Erdwurzeln fand, wie dies auch bei unseren Pflanzen der Fall ist.

Wurzelhaare. In nur wenig älterem Stadium beginnt bereits die Cambiumtätigkeit und erfolgt das Absterben der primären Rinde.

Fassen wir zum Vergleich nunmehr eine dickere Wurzel ins Auge, so findet sich innerhalb des Cambiumringes inzwischen ein derber Holzkörper ausgebildet. Er besteht aus gruppenweise zusammenstehenden, dickwandigen Holzfasern (Libriform), die meist kaum ein Lumen mehr erkennen lassen, ferner aus zerstreut liegenden, weitlumigen Gefäßen und reichlichen Mengen von dickwandigen Parenchymzellen (Holz- und Markstrahlparenchym), die ebenso wie das unverändert gebliebene Mark mit ziemlich großen Stärkekörnern vollgepfropft sind (vgl. Fig. 2). Die Markstrahlen sind auf dem Querschnitt 1—3-, selten 4reihig. Alle diese Elemente sind verholzt. Außen ist die Rinde von

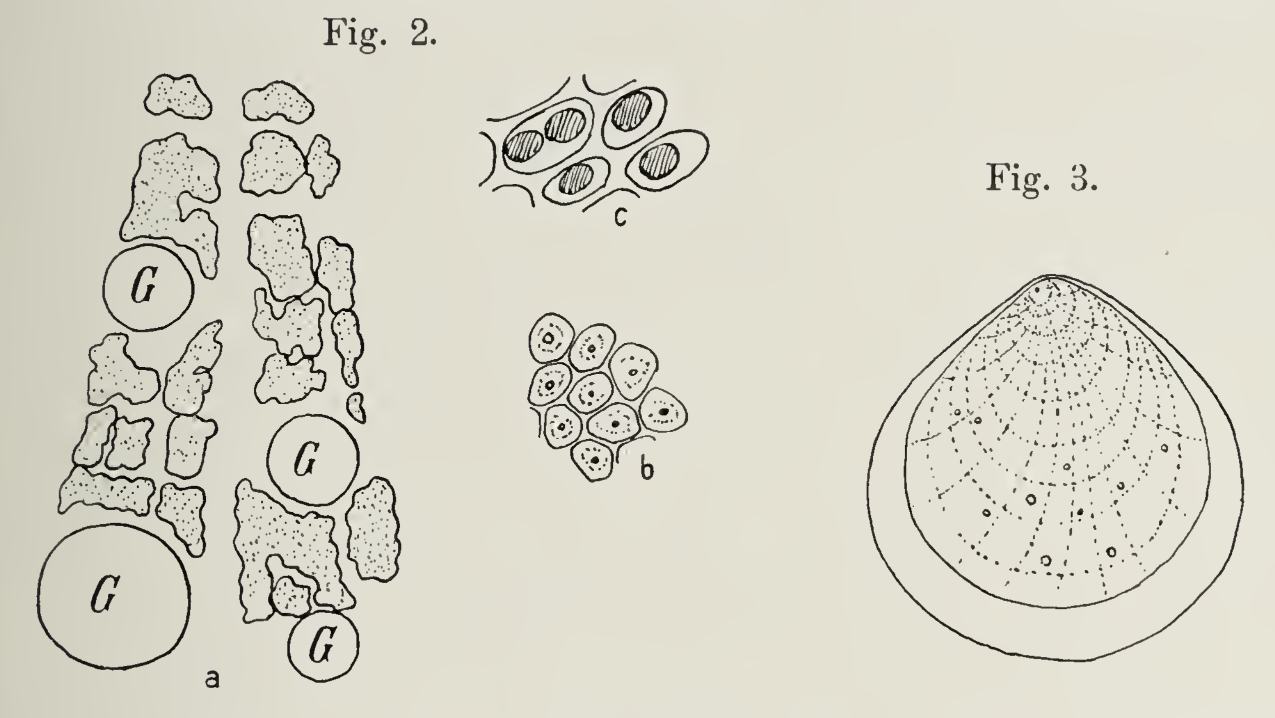


Fig. 2. Zur Holzanatomie einer 3 mm dicken Wurzel. *a* Teil eines Sektors, der von Markstrahlen begrenzt und einem solchen halbiert wird. Alle parenchymatischen Zellelemente sind farblos, das Libriform punktiert gezeichnet; *G* Gefäße. *b* Libriformzellen, *c* Holzparenchymzellen bei stärkerer, doch unter sich gleicher Vergrößerung.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Krümmungsstelle einer ca. 10 mm dicken Wurzel.

Periderm umgrenzt. Unter diesem liegen Steinzellen, z. T. als Phelloderm in geschlossenen Reihen, z. T. in lockeren Gruppen mit zartwandigen Zellen untermischt. Weiterhin folgen nach innen außer Parenchym- und leitenden Prosenchymzellen dickwandige Bastzellen mit kaum sichtbarem Lumen.

Wie schon angedeutet, zeichnet sich das Querschnittsbild einer gekrümmten Stelle vor dem eines gerade gebliebenen Stückes durch eine außergewöhnlich große Exzentrizität aus. Auf der Konvexseite hat das Cambium nach ganz geringfügiger Tätigkeit sein Wachstum definitiv oder doch zum mindesten für lange Zeit eingestellt. Dementsprechend besteht es nur aus ganz wenigen Zellagen: Libriform- und Bastzellen

sind häufig nur durch eine einzige Cambiumzelle getrennt. Größere Gefäße fehlen hier im Xylemteil ganz. Da auf der gegenüberliegenden Konkavseite namentlich bei den in den Erdboden gelangten Wurzeln lebhafteste Cambiumtätigkeit herrscht, so nimmt entsprechend die Exzentrizität mit dem Alter dauernd zu. Bei einer 3,5 mm dicken Wurzel betrug z. B. das Verhältnis des sekundären Holzzuwachses 8:1, bei einer 10 mm dicken Wurzel 40:1 (vgl. Fig. 3). Die entsprechenden Werte für die sich im Prinzip ähnlich verhaltende Rinde waren 4:1 bzw. 15:1. Ob hierin später bei sehr dicken Wurzeln in der freien Natur ein Wandel eintritt, bleibe dahingestellt. Naturgemäß sind auf der Konkavseite viel mehr Bast- und Steinzellen vorhanden. Erstere, namentlich aber auch die zartwandigen Elemente der Rinde, zeigen häufig einen merklich größeren Querschnitt als die der Konvexseite. Vor allem zeigen sich auch die Parenchymzellen in tangentialer Richtung gestreckt und mit nachträglichen Teilungswänden versehen. Auf die äußere Form des Querschnittes wirkt die Exzentrizität in verschiedener Weise. Jüngere und kümmerlich wachsende Wurzeln sind z. T. sogar recht erheblich abgeplattet. Kräftigere und ältere Wurzeln zeigen aber meist einen fast runden Querschnitt. Offenbar hängt es mit nachträglichen Torsionen der Wurzel zusammen, wenn nicht selten die Achse der Exzentrizität sich im späteren Verlaufe des Dickenwachstums etwas nach einer Seite umbiegt, wie dies an Fig. 3 in geringem Grade, in anderen Fällen schärfer hervortritt.

Die Krümmungsstellen der Wurzeln beanspruchen nun auch weiterhin unsere besondere Aufmerksamkeit, da sie den Sitz der eigentlichen Wurzelkontraktion darstellen. Es ist klar, daß die ihnen zugrunde liegenden Wachstumsvorgänge — und um solche kann es sich hier nur handeln — ähnlich wie bei Ranken eine elastische Verkürzung bzw. Zusammenziehung der ganzen Wurzel zur Folge haben müssen, die allerdings anfänglich infolge der großen Biegsamkeit der noch zarten Wurzel zu keiner größeren Spannung führt. Ganz anders, wenn die Wurzelspitze mit der Erde in Berührung geraten und durch Bildung von Erdwurzeln daselbst fixiert[1]) und somit auch besser ernährt ist. Jetzt treten erhebliche Spannungen auf. Die Wurzeln erscheinen voll-

1) Bei den wenig günstigen Raum- und Kulturbedingungen im Gewächshaus gelingt dies durchaus nicht immer, zumal die Wurzel, wie ich mich überzeugen konnte, nicht genügend Steifheit besitzt, um sich direkt in den Erdboden einbohren zu können, vielmehr sich mit Hilfe von Wurzelhaaren und kleinen Seitenwurzeln erst ein Widerlager schaffen muß. Es kommt daher nicht selten vor, daß die Wurzeln sich wiederholt losreißen.

kommen straff, ja in ihrem unteren gerade gebliebenen Teil können sie direkt mit den gespannten Saiten eines Musikinstrumentes verglichen werden. Eine ungefähre Vorstellung von dem Maße der Spannung habe ich mir durch Messungen zu verschaffen gesucht. Es wurden einige Wurzeln unweit des Erdbodens durchschnitten bzw. durchsägt. Die Schnittflächen klafften sofort auseinander und es wurde das Gewicht bestimmt, welches, am unteren Ende befestigt, die Wurzel so weit wieder dehnte bis der Spalt ganz oder doch annähernd geschlossen war. Bei einer 3—5,5 mm[1]) dicken Wurzel von fast 2 m Länge, wovon ca. 1 m spiralig gewunden war, waren 700 g nötig, um den 1 cm breiten Spalt zu verschließen. Eine andere 8—10 mm dicke und 1,60 m lange Wurzel (wovon die Hälfte gewunden war), klaffte 8 mm auseinander und 10,5 kg schlossen den Spalt nicht ganz vollständig. Da die Belastungsversuche stets mehrmals hintereinander mit gleichem Erfolge wiederholt werden konnten, so war die Elastizitätsgrenze nicht überschritten worden. Zweifellos entsprechen die soeben genannten Werte bei weitem noch keinem Maximum. Sie dürften sicher durch eine andere Wurzel derselben Pflanze, die in ihren Abmessungen der zuerst genannten gleichkam, aber im Interesse der ganzen Pflanze ebenso wie noch andere nicht verletzt werden sollte, übertroffen werden. Ein 1,5 kg-Gewicht, welches am unteren Ende des gewundenen Teiles angehängt wurde, bewirkte absolut keine meßbare Verlängerung des oberen oder eine Verkürzung des unteren Teilstückes[2]).

Um das Auftreten der Spannungen zeitlich besser verfolgen zu können, wurden im Mai bzw. im Laufe des Sommers eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen kleinere, mit Erde gefüllte Blumentöpfe an Holzstützen in einer solchen Höhe angebracht wurden, daß die Spitzen der ursprünglich noch freischwebenden Wurzeln bequem eingepflanzt werden konnten, diese selbst aber ganz lose blieben. Diese Wurzeln waren ca. 1—2 m lang und zeigten bereits zahlreiche Spiralwindungen. — Ganz junge Wurzeln standen mir zu wenig zu Gebote und hätten auch zeitlich eine zu weite Ausdehnung des Versuches erfordert. — Die Spitzen bewurzelten sich in wenigen Tagen. Der Erfolg war, daß allmählich die ursprünglich nach dem Einpflanzen ganz lose und leicht beweglich hängenden Wurzeln im Laufe von $^1/_2$—$^3/_4$ Jahr

1) Gemessen an der dünnsten und der dicksten Stelle.

2) Letzteres war zu dünn und biegsam, um etwa als Stütze zu wirken und damit das Resultat beeinflussen zu können.

vollkommen straff gespannt waren. Die Verkürzung selbst läßt sich nun allerdings in Anbetracht der elastischen Dehnbarkeit kaum zahlenmäßig angeben (vgl. pag. 119), doch genügt die Feststellung, daß z. B. in einem Falle der ganze Wurzelballen, der durch zahlreiche, aus der unteren Topföffnung hervorgetretene Erdwurzeln ziemlich fest mit dem Topf zusammenhing, um ca. $1\frac{1}{2}$ cm aus dem Topf herausgehoben worden war, bzw. der Holzstab, an dessen oberem Ende die Wurzel befestigt war (vgl. Fig. 1, links), gewaltsam aus seiner Lotstellung schief gezogen wurde. Inzwischen hatten die Wurzeln naturgemäß an Dicke zugenommen. Z. B. maß die letztgenannte Wurzel in ihren physikalisch unteren Teilen statt 0,8 jetzt 3,5 mm, an der Basis war sie jetzt 5,5 mm dick. Auch die Spiralwindungen hatten nach Vergleich mit früher angefertigten Skizzen etwas zugenommen, namentlich nach dem apikalen Ende zu, während in den mittleren Teilen ihre Krümmungsradien sich verkleinert hatten. Diese Beobachtungen bestätigen einmal das schon früher Gesagte, daß nämlich die Verkürzung sehr langsam erfolgt; sie lehren ferner, daß Wurzeln von einer Dicke bis zu 7 mm an ihrer Basis sich jedenfalls aktiv verkürzen, vermutlich aber noch weit dickere Wurzeln hierzu befähigt sind.

Was die Art der Krümmungen anbelangt, so tritt diese an den straffgespannten Wurzeln besonders deutlich hervor. Es handelt sich um mehr oder minder regelmäßige Spiralen, deren Windungen in den mittleren Partien z. T. sehr eng beieinander liegen können, nach oben, vor allem aber nach dem apikalen unteren Wurzelende zu immer steiler und in größerem Abstande verlaufen, um schließlich kaum merklich in das gerade Stück überzugehen. Die Windungsrichtung bleibt nicht konstant, sondern wechselt an derselben Wurzel häufiger und ist dementsprechend durch Umkehrstellen unterbrochen, ähnlich wie dies bei Ranken hinlänglich bekannt ist (vgl. Fig. 4). Ob diese Umkehrstellen ausschließlich eine Folge der Fixierung der Wurzelspitze sind, wie nach Analogie mit den Ranken angenommen werden könnte, erscheint zweifelhaft. Freihängende Wurzeln zeigten sie auch, doch ist immerhin möglich, daß diese sich früher in dem Wurzelfilz etwas verfangen hatten und an Torsionen gehindert worden waren.

Mit fortschreitendem Alter ändert sich das Bild einer straffgespannten Wurzel. Die Fortdauer des exzentrischen Dickenwachstums auf der Konkavseite hat zur Folge, daß die Spiralwindungen auf ihrer Innenseite immer mehr ausgefüllt werden und schließlich ganz verschwinden müssen. Die Wurzel geht so einem Zustande entgegen, in welchem sie einem vollkommen zylindrischen, geraden, achsenförmigen

Organe gleicht. Bei der stärksten, von mir genauer untersuchten längeren Wurzel von 10 mm durchschnittlicher Dicke war dies streckenweise schon eingetreten, wie aus Fig. 5 hervorgeht[1]). Hier war die ursprüngliche Konvexseite nur noch als ein schmaler, glatter, etwas scharfkantig vorspringender Streifen zu erkennen, während auf der Konkavseite die Rinde infolge mechanischer Druckwirkungen mehr oder minder wulstartig gestaucht war. An anderen Stellen derselben Wurzel waren die Spiralen jedoch noch deutlich erkennbar[2]). Zunächst glaubte ich, daß diese Wurzel bereits als Stütze funktioniere, d. h. auf Druck in Anspruch genommen werde. Überraschenderweise war dies aber nicht der Fall, denn beim Durchsägen klafften, wie bereits auf pag. 109 angegeben, die Schnittflächen um 8 mm auseinander. Daß tatsächlich aber die aktive Verkürzung und damit auch schließlich der Spannungs-

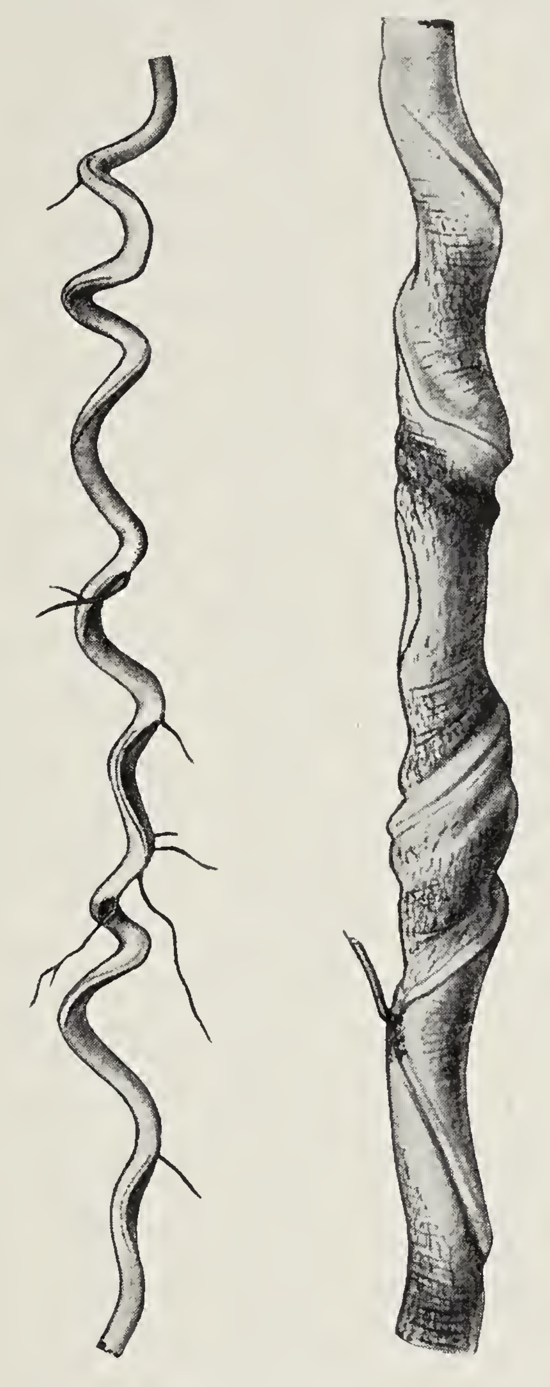


Fig. 4. Teilstück einer 1,5 m langen Wurzel. ($^2/_3$ nat. Größe.) Es sind drei Umkehrstellen sichtbar. Der primäre, einseitig anhaftende Rindenstreifen ist gewaltsam entfernt worden.

Fig. 5. Ein ziemlich gerades Teilstück einer ursprünglich spiralig gewundenen Wurzel. Die ehemalige Konvexseite ist als schmaler, etwas kantig vorspringender, glatter Streifen in Gestalt einer Spirale mit zwei Umkehrstellen noch zu erkennen. Die Konkavseite zeigt Querrunzeln und Wülste, sowie abschilfernde Peridermfetzen. Links eine abgestorbene, merkwürdig nach oben gerichtete Seitenwurzel.

1) Diese Wurzel ist auf Fig. 1 nicht mit gezeichnet.

2) Auffällig erscheint es zunächst, daß die alleräItesten Stelzwurzeln aus der unteren Stammhälfte, wie Fig. 1 zeigt, noch weit entfernt von einer Geradstreckung sind. Abgesehen von etwaigen gegenseitigen Verbiegungen wird man sich vergegenwärtigen müssen, daß diese Wurzeln inzwischen durch das mehrmals erfolgte Umpflanzen des Baumes nicht mehr ihre ursprüngliche Anordnung aufweisen, sondern höchstwahrscheinlich dabei mehrmals vom Erdboden losgerissen worden sind und Verbiegungen angenommen haben, die wegen der Größe ihrer Krümmungsradien nur sehr schwer und spät durch Dickenwachstum ausgeglichen werden können. In ähnlicher Lage befinden sich weiter oben am Stamm manche Wurzeln, die ihres kümmerlichen Wachstums wegen schon seit Jahren nicht den Erdboden erreicht haben. Im übrigen wäre es denkbar, daß die ersten kurzen Luftwurzeln sich abweichend verhalten.

zustand einmal verschwinden muß, ist nach allem eine unabweisbare Konsequenz. Ebenso kann es aber auch keinem Zweifel unterliegen, daß solche dicken Wurzeln, die nach der Martiusschen Abbildung (Tafel 29) im Freien recht beträchtlich dick werden können, später als Stützen fungieren.

Es wird nunmehr die Frage zu erörtern sein, in welcher Weise die Verkürzung der Wurzel genauer zustande kommt. Wir waren von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Spiralwindungen der Wurzel deren indirekte Ursache darstellen. Die höchst unwahrscheinliche Möglichkeit, daß die ganze Wurzel oder mindestens der gerade gebliebene Teil sich als Ganzes zu kontrahieren vermöge, konnte leicht durch die folgende Messung erledigt werden. Es wurden nämlich gelegentlich der auf pag. 109 erwähnten Kontraktionsversuche beim Einpflanzen die gerade gebliebenen, apikal gelegenen Teile der Wurzeln nach Anbringung zweier möglichst weit voneinander entfernter Marken (im Maximum 98 cm) gemessen. Nach Ablauf von $^1/_2$—$^3/_4$ Jahren waren trotz nachweislich sehr deutlicher Verkürzung keine merklichen Längenänderungen zu verzeichnen. Die Kontraktionsfähigkeit der Wurzeln konnte somit nur auf ihre basalwärts gelegenen Teile beschränkt gewesen sein, eine Eigentümlichkeit, die übrigens den meisten typischen Zugwurzeln zukommt.

Unser Hauptaugenmerk hat sich demnach auf das Zustandekommen der Spiralkrümmungen selbst zu richten. Da kein Anhaltspunkt vorliegt, etwa besondere physikalische Eigentümlichkeiten der derben Zellmembranen des Holzkörpers dafür verantwortlich zu machen, so bleibt allein die Annahme von typischen Wachstumsvorgängen übrig, für die die zartwandigen Gewebe der sekundären Rinde und vor allem des Cambiums in Betracht kämen. Hierauf deutet ja auch ohne weiteres die eigenartige Parallele zwischen Krümmung und regerer Cambiumtätigkeit, auf die schon früher hingewiesen worden war.

Da den Krümmungen Längenänderungen zweier antagonistischer Seiten zugrunde liegen müssen[1]), so ergeben sich theoretisch drei Möglichkeiten: 1. Verlängerung der Konvexseite. 2. Verkürzung der Konkavseite. 3. Kombination von 1. und 2. Am einfachsten, so sollte man meinen, wäre natürlich die Entscheidung durch direkte, exakte

1) Im Folgenden will ich mich nur auf dieses Problem beschränken, dagegen gewisse, für das Zustandekommen von Spiralwindungen zwar wichtige, aber sehr komplizierte Nebenfragen beiseite lassen. Als solche kämen z. B. in Betracht, inwieweit die antagonistischen Flanken keine geraden Linien, sondern homodrome Spiralen darstellen, ob Torsionen vorkommen und wodurch sie bedingt sind usw.

Messungen der beiden Seiten zu treffen gewesen. Berücksichtigt man aber, daß die hierfür anzubringenden Marken bei der zwischen ca. ½ und 1 mm liegenden Dicke der jungen Wurzeln ganz besonders genau sein, und, um überhaupt stärkere Krümmungen abzuwarten, daselbst ein bis mehrere Jahre hindurch verbleiben müßten, daß ferner die primäre Rinde mittlerweile abstirbt, so wird man diese Methode als unsicher und undurchführbar verwerfen. Indessen können wir auch auf andere Weise zu einer sicheren Entscheidung gelangen.

Schon eine nähere Betrachtung der anatomischen Verhältnisse einer etwas älteren, gekrümmten Wurzel läßt eine Verlängerung und aktive Beteiligung der Konvexseite so gut wie ausgeschlossen erscheinen. Dieser Teil der Wurzel befindet sich andauernd seit dem primären Stadium in fast vollkommener Ruhe. Die nur kleine Zahl von Rinden- und Cambiumzellen erscheint für größere Kraftleistungen durchaus ungeeignet und läßt selbst auf dem Längsschnitt keinerlei Spuren besonders regen Wachstums und Zellteilungen erkennen. Vor allem machen aber die vorhandenen Bastzellen und der hier dicht an die Peripherie herantretende Holzkörper eine erheblichere Verlängerung ganz unmöglich. Wesentlich günstiger liegen die Verhältnisse dagegen auf der Konkavseite. Es ist ein mächtiges Rindengewebe vorhanden und das vielschichtige Cambium in regster Tätigkeit. Da es sich hier nur um eine Kontraktion handeln kann, so würden die allerdings ebenfalls vorhandenen Bastzellen insofern nicht stören, als sie zerstreut liegen und einem Druck in der Längsrichtung wenig Widerstand entgegenzusetzen vermögen.

Genauere Schlußfolgerungen ermöglicht die Betrachtung der primären Rinde. Wie schon erwähnt, stirbt diese sehr frühzeitig ab, bleibt aber noch lange an der Wurzel erhalten. Sobald nun das einseitige Dickenwachstum und damit auch die Krümmung der Wurzel einsetzt, platzt sie auf der Konkavseite auf und bleibt als aufgeschlitzte Röhre auf der Konvexseite sitzen. Infolge der ursprünglichen Verwachsung mit dem Zentralzylinder haftet sie hier noch lange recht fest. Selbst an ziemlich dicken und sehr stark gebogenen Wurzeln kann man sie daselbst noch in langen Streifen vorfinden; erst später wird sie schließlich ganz abgestreift. Diese Rindenstreifen bilden nun einen guten Maßstab für die ursprüngliche Länge des betreffenden Wurzelstückes. Aus ihrer äußerst labilen Gleichgewichtslage wären sie bei der geringsten Spannungsdifferenz, wie sie notwendigerweise entstehen müßte, wenn die darunterliegende Konvexflanke der Wurzel sich nachträglich verlängerte, seitlich herabgeglitten, was übrigens an ganz besonders

scharf gekrümmten Wurzelstellen auch tatsächlich eintreten kann, weil passive Spannungen sich naturgemäß immer etwas geltend machen. Allerdings ist dieser primäre Rindenstreifen streng genommen wohl kein ganz unveränderlicher Maßstab, denn er dürfte bei Wasserverlust, d. h. beim Absterben, die Tendenz haben, sich zu verkürzen, dagegen nicht, sich zu verlängern. Somit kann auch unbedenklich die Schlußfolgerung gezogen werden, daß die Konvexseite der gekrümmten Wurzeln sich seit dem primären Stadium nicht wesentlich und nicht aktiv verlängert hat.

Weitere Belege liefert uns das anatomische Verhalten des Wurzelkörpers. Fertigen wir durch ein stark gekrümmtes Wurzelstück einen medianen Längsschnitt, so fallen an den peripher gelegenen Zellen, d. h. dem Periderm, Phellogen und der äußeren Rinde, sehr deutliche Längenunterschiede auf, die ungefähr dem Verhältnis der zugehörigen Krümmungsradien entsprechen: Auf der Konkavseite sind sie wesentlich kleiner als auf der Konvexseite. Beispielsweise zeigten an einer stark gekrümmten Wurzelstelle die Zellen der inneren Korkschicht eine durchschnittliche Länge von 0,5 Teilstrichen auf der Konkav- und von 1,18 Teilstrichen auf der Konvexseite. Hierbei sei daran erinnert, daß die Peridermzellen denen des Phellogens an Längenausdehnung entsprechen, welch letzteres aus dem Pericambium hervorgegangen ist. Die darunterliegenden Rindenzellen bzw. die später nach und nach entstandenen Steinzellen verhalten sich im Prinzip gleich; beide zeigen auf der Konkavseite bei unregelmäßiger Orientierung meist runde bis schwach ovale Umrißformen, während sie auf der Konvexseite gestreckten Vier- oder Sechsecken ähneln. Alle diese Unterschiede würden nun an und für sich noch nicht ausreichen, irgendwelche Schlußfolgerungen zu ziehen, und ich kann daher auch nicht Baranetzky (pag. 193, 213) folgen, wenn er auf Grund ähnlicher Beobachtungen die geotropischen Krümmungen mehrjähriger Holzsprosse auf eine Verlängerung der Konvexrinde zurückführt. Wir müssen vorerst gerade Stücke desselben Organs, womöglich aus nächster Nähe der Krümmungsstelle, zum Vergleich heranziehen[1]). An unserer Wurzel zeigte das Periderm an den betreffenden Stellen, auf zwei gegenüberliegenden Seiten, durchschnittliche Zellängen von 1,17 und 1,28, die Rindenzellen entsprechende Werte. Messungen dieser Art wurden verschiedentlich an mehreren Wurzeln mit gleichem Resultat wiederholt. Sieht man von den un-

1) Hierzu eignen sich sowohl die dickeren, basalwärts gelegenen Teile, als auch die mehr apikal gelegenen, dünneren Partien der Wurzel.

ausbleiblichen kleineren Differenzen ab, so folgt hieraus deutlich, daß die Zellen der Konvexseite gegenüber den gerade gebliebenen Wurzelstrecken sich nicht verändert haben, daß dagegen die Konkavseite sich mit ihren Zellen verkürzt hat. Etwa in letzterem Falle außergewöhnliche Zellteilungen anzunehmen, wäre durchaus unbegründet und zwecklos.

Mit dem Vorstehenden stimmt durchaus überein, was auch äußerlich an dem Periderm zu beobachten ist. Auf der Konvexseite — bei dickeren Wurzeln in Gestalt eines schmalen Streifens — erscheint es vollkommen glatt, ohne die geringsten Spuren von Zerreißungen oder Abschilferungen zu zeigen, genau wie dies auch an dünneren, geraden Wurzelpartien der Fall ist (vgl. Fig. 5). Bei der bekannten geringen Elastizität der Korkmembranen, die nach Schwendener (pag. 140) durchschnittlich meist nur 2 % ausmacht, würde aber beides schon bei geringer Krümmung zu erwarten sein, wenn daselbst wirklich eine Längsdehnung stattgefunden hätte. Im Gegensatz hierzu sieht man auf der Konkavseite schon mit bloßem Auge eine deutliche Ablösung feiner Korklamellen, die eine Folge der tatsächlich eingetretenen Kontraktion darstellt. Übrigens findet Borkenbildung nicht statt. Hinzu kommt noch, daß an stark gekrümmten, dickeren Wurzeln die Konkavseite mit zahlreichen feinen Querrunzeln, ja selbst Querwülsten bedeckt ist, wie dies an den gewöhnlichen typischen Zugwurzeln so häufig beobachtet wird. Es beweist dies, daß zum mindesten in etwas älteren Stadien, wenn nicht überhaupt, die inneren Rindenschichten bzw. das Cambium sich stärker verkürzen als die äußeren Rindenschichten, die somit gleichzeitig passiv etwas zusammengedrückt werden können. Dies ist eigentlich insofern auch leicht verständlich, als das Periderm und die darunter sich allmählich immer mehr anhäufenden Steinzellen einen wachsenden passiven Widerstand leisten. Übrigens wiederholen die letzteren ziemlich genau das Verhalten des Periderms. Auf der Konkavseite, wo sie eine mehrschichtige Lage bilden, ist diese unter Umständen mehr oder weniger wellig verbogen, ja an besonders dicken Wurzeln (10 mm) schollenartig zerklüftet, wobei die einzelnen Teilstücke sich übereinander schieben oder ihre Ränder sich gegeneinander aufrichten können[1]. Auf der Konvexseite dagegen ist nur eine wenige Zellagen tiefe, vollkommen regelmäßig zusammenhängende Schicht vorhanden, die wiederum keine Spuren einer stattgehabten Zerreißung, wie sie bekanntlich bei manchen Pflanzen tatsächlich beobachtet wird, erkennen läßt.

1) Sehr wahrscheinlich dürften in solchen Fällen einzelne Reihen des Phellogens zugrunde gehen.

Für genauere Messungen, wie sie oben ausgeführt wurden, eignen sich die übrigen Zellelemente der Wurzel wenig und zwar deshalb, weil sie meist Prosenchym darstellen bzw. sich direkt oder indirekt aus dem prosenchymatischen Cambium ableiten und daher zu gleitendem Wachstum und sekundären Längenänderungen befähigt erscheinen. Bei den Markstrahlen bot ihr selten gerader Verlauf Schwierigkeiten, längere zusammenhängende Reihen auf Radialschnitten zu erhalten. Im übrigen ist bemerkenswert, daß selbst an stark gekrümmten Wurzelstellen die einzelnen Elemente des Holzkörpers auf Quer- und Längsschnitten stets genau so gleichmäßig und regelmäßig angeordnet sind, wie an geraden Wurzeln. Verlagerungen oder Verbiegungen, speziell der Libriformzellen und Gefäße, wie sie bei einer aktiven Betätigung der parenchymatischen Holzelemente erwartet werden müßte, fehlen durchaus. Dagegen gaben noch die Bastzellen einen gewissen Aufschluß. Fertigt man tangentiale Längsschnitte durch die innere Rinde in der Nachbarschaft des Cambiums an, so findet man die Bastzellstränge unabhängig von dem Vorhandensein einer Wurzelkrümmung stets in Form eines Netzwerkes angeordnet, dessen Maschen ganz schmale und langgestreckte Rhomben darstellen. Liegen die Schnitte mehr peripher, so erscheinen z. B. auf der Konvexseite einer gekrümmten Wurzel die Rhomben deutlich breiter: als notwendige Folge der mit jedem Dickenwachstum parallel gehenden tangentialen Ausdehnung. Auf der gegenüberliegenden Konkavseite dagegen erweisen sich die Maschen unter gleichen Umständen nicht nur viel breiter, sondern auch absolut kürzer und die einzelnen Baststränge häufig mehr oder minder verbogen. Es sind dies im Prinzip offenbar ähnliche Verbiegungen, wie sie besonders an den Gefäßsträngen innerhalb sich kontrahierender Gewebe von typischen Zugwurzeln häufig gefunden und als Beweismittel für die stattgehabte Verkürzung angesehen werden.

Das Ergebnis unserer Beobachtungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß die Krümmung der Wurzel durch eine aktive Verkürzung der sekundären Rinde und vor allem des Cambiums auf der Konkavseite zustande kommt, während die Konvexseite sich unverändert verhält, jedenfalls nicht aktiv an Länge zunimmt. Es wäre nun nicht unerwünscht gewesen, zur Kontrolle näheres über die in den gekrümmten Wurzelstellen bestehenden Gewebespannungen zu erfahren. Leider scheiterten dahingehende Versuche. Die Heterogenität der Gewebe und die Schwierigkeit, längere Gewebestreifen einwandfrei zu isolieren, zeitigten so widerspruchsvolle Resultate, daß auf deren Wiedergabe verzichtet werden kann. Auch eine Prüfung des optischen

Verhaltens der Zellmembranen ergab keine verwertbaren Anhaltspunkte.

War im Vorstehenden die Tatsache der Gewebeverkürzung auf der Konkavseite der Spiralkrümmungen festgestellt worden, so entsteht nunmehr die schwierige Frage, wie die Verkürzung im Einzelnen zustande kommt. Eine definitive Auskunft werden wir allerdings in unserem Falle um so weniger erwarten dürfen, als selbst die viel einfacher liegenden, typischen Beispiele, wie sie de Vries und Rimbach untersuchten, uns solche bisher nicht gebracht haben. Ein wichtiger Punkt darf jedoch auch für unsern Fall als geklärt betrachtet werden, nämlich, daß ebenso, wie in jenen Beispielen die Kontraktion mit einer Formänderung aktiv sich verkürzender Zellen, d. h. speziell einer Ausdehnung in der Querrichtung verknüpft ist[1]). Auf dem Querschnittbilde war dies bei einzelnen Zellelementen unter Vergleich mit denen der Konvexseite durch Messung direkt feststellbar gewesen. Wenn solche Unterschiede in anderen Fällen, wie z. B. beim Periderm fehlten, so zeigt dies nur, daß durch nachträgliche Zellteilungen die Zellgröße dauernd auf einem bestimmten Niveau gehalten wurde. Die Vergrößerung als solche ist natürlich schon allein mit der Vergrößerung des Wurzelquerschnittes durch die rege Cambiumtätigkeit der Konkavseite gegeben. Den Cambiumzellen und deren Nachbarn dürften übrigens nach früheren Angaben, sowie nach Analogie mit den de Vries'schen Beobachtungen an Dikotylen-Wurzeln gegenüber den übrigen Rindenzellen das größere Arbeitspensum zufallen. Auch kann kein Zweifel darüber bestehen, daß in unserem Beispiel typische Wachstumsvorgänge und nicht etwa Herabsetzung des Turgors der Verkürzung der einzelnen Zellen zugrunde liegt.

Theoretisch sind mit der hier vertretenen Anschauung die auf unseren speziellen Fall anwendbaren Erklärungsmöglichkeiten allerdings noch nicht erschöpft. Suchen wir nach anderen, etwa vergleichbaren Wachstumsvorgängen im Pflanzenreich, so dürften sich unverkennbare Beziehungen zu den geotropischen Krümmungen mehrjähriger Holzsprosse ergeben. Wie von verschiedenen Seiten exakt nachgewiesen, handelt es sich dort wie in unserem Falle um nachträgliche Wachstumsvorgänge außerhalb der eigentlichen Zuwachszone und zwar in einem Stadium, wo ebenfalls im Innern reichliche Holzelemente vorhanden sind. Eine passende Erklärung liegt bis jetzt nicht vor, denn

1) Erinnernd an das Verhalten elastischer Körper, z. B. Kautschuk. Betreffs weiterer Literatur usw. vgl. Pfeffer, pag. 16.

die Angabe Baranetzky's (pag. 193), daß die Rinde der Konvex-(Unter)seite sich aktiv verlängere, wird, wie schon weiter oben besprochen wurde, durch seine Messungen nicht erwiesen. Dagegen hat Jost (pag. 22) die Vermutung ausgesprochen, daß Verlängerung des Cambiums [1]) auf der einen und Verkürzung desselben auf der anderen Seite zu gleicher Zeit wirksam sein könnten. Uns interessiert hierbei, daß Jost bezüglich der Verkürzung ganz bestimmte Wachstumsvorgänge im Auge hat, die von ihm an ganz anderen Objekten näher studiert worden sind und hier kurz besprochen werden sollen.

Das sekundäre Dickenwachstum der Holzgewächse bringt in den Winkeln ober- und unterhalb eines Astansatzes gewisse Komplikationen mit sich, die auf einen Platzmangel für die sekundär entstehenden Zellen, in erster Linie der Rinde, hinauslaufen und wie Jost nachweisen konnte, vor allem durch eine entsprechende Flächenverkleinerung bzw. -verkürzung des Cambiums ausgeglichen wird. Praktisch kommt das letztere nach Jost (pag. 7) entweder durch Wellung des ganzen Cambiums oder durch Schief- bzw. Querlagerung seiner einzelnen Zellen oder durch Gleiten derselben aufeinander zustande. Die beiden ersten, anatomisch leicht nachweisbaren Fälle schalten für unsere Wurzeln ganz aus, dagegen bedarf die letztgenannte Möglichkeit einer Prüfung. Jost nimmt an, daß durch „gleitendes Wachstum" der einzelnen Cambiumzellen diese sich in der Längsrichtung zwischeneinander zu schieben vermögen, wodurch das ganze Gewebe eine Verkürzung erfährt, die einzelne Zelle aber unter Umständen gleichzeitig an Länge zunehmen kann. Ausdrücklich wird hier die Frage offen gelassen, ob die einzelne Zelle nur an ihrer Spitze oder mit ihrer Gesamtoberfläche zu gleiten vermag; meines Erachtens bleibt aber keine Wahl: Eine Gewebeverkürzung kann doch theoretisch nur durch eine Verschiebung bzw. ein Gleiten der ganzen Zelle auf ihren Längswänden bewirkt werden. Hiermit ist aber auch die Anwendbarkeit dieser Erklärung auf unser Wurzelproblem in negativem Sinne entschieden. Während dort die Verkürzung des Cambiums gewissermaßen als Folge äußerer Druckwirkungen, die durch den festen Widerstand von Ast und Stamm gegenüber den Ausdehnungsbestrebungen des Cambiums bedingt ist, also rein passiv zustande kommt, liegen in unserem Falle die Verhältnisse gerade umgekehrt. Die Verkürzung ruft die dem Astwinkel entsprechende Krümmung aktiv hervor und leistet dem-

---

1) Die Vermutung, daß das Cambium hierbei überhaupt eine aktive Rolle spielt, ist noch von verschiedenen Seiten ausgesprochen worden (vgl. Frank, pag. 471; Hartig, pag. 85).

entsprechend Arbeit. Hier würde die Kraftquelle fehlen, die ja im Gleiten nicht liegen kann, im Gegenteil durch dieses direkt gehindert würde. Sie muß demnach wo anders gesucht werden, eben in der beschriebenen Kontraktion der einzelnen Zellen[1]).

Die Ähnlichkeit zwischen den Kontraktionsvorgängen bei unseren Wurzeln und denen der typischen Zugwurzeln legt es nahe, einen zahlenmäßigen Vergleich über die Leistungsfähigkeit beider anzustellen. Hierbei muß aber in unserem Falle genau unterschieden werden zwischen der Verkürzung der Wurzel als Ganzes und der einseitigen Kontraktion der Konkavseite einer Krümmungsstelle. Wie weit die erstere gehen kann, lehrt eine einfache Messung der absoluten Länge einer Wurzel und der kürzesten Entfernung ihrer Endpunkte. Bei gespannten Wurzeln ist sie natürlich viel kleiner als bei freihängenden, fast spannungslosen Wurzeln. Im ersten Falle wurden z. B. 23 %, im zweiten Falle 57 % Verkürzung nachgewiesen und zwar unter alleiniger Berücksichtigung des spiralig gewundenen Teiles. Selbstverständlich werden derartige Werte stets enorm variieren, denn die Art der Verkürzung hängt von dem Verlauf der Spiralkrümmungen

---

1) In Anbetracht der mehr passiven Rolle, welche die einzelnen Cambiumzellen bezüglich des Gleitens in der Astwinkelfrage spielen, würden die Bedenken gegen ein solches auf der ganzen Zelloberfläche, welche ich gegenüber dem typischen gleitenden Wachstum von Libriformzellen, Gefäßen usw. in einer früheren Arbeit (N., pag. 48) erhoben hatte, wohl fortfallen können. Indessen möchte ich doch glauben, daß hier oder zum mindesten bei den aktiven Krümmungsvorgängen verholzter Sprosse, vorausgesetzt, daß bei ihnen, wie ich annehmen möchte, ebenso wie bei unserer Wurzel Gewebeverkürzungen nachgewiesen werden sollten, ein Gleiten mit Spitzenwachstum den Tatsachen besser gerecht wird, unter der Voraussetzung, daß gleichzeitig eine Zellverkürzung in dem früher behandelten Sinne angenommen würde. Die Möglichkeit einer Zellverkürzung hat zwar Jost (pag. 5) für die Cambiumzellen ebenfalls erwogen, jedoch abgelehnt, als sich herausstellte, daß diese nach dem Verhalten der Gefäße bzw. Tracheiden zu schließen sich häufig trotz der Gesamtverkürzung des Cambiums sogar verlängert hatten. (Eine allmähliche Längenzunahme von Gefäßen und Tracheiden [Kiefer] vom Zentrum nach der Peripherie des Holzkörpers wird auch an geraden Stammstücken beobachtet und beruht nach Jost offenbar auf gleitendem Wachstum seitens der Cambiumzellen.) Längenwachstum und Verkürzung brauchen aber meines Erachtens durchaus nicht in Widerspruch miteinander zu stehen. Jede typische Zugwurzel zeigt, daß ein pflanzliches Organ sich verkürzen und trotzdem im ganzen recht erheblich an Länge zunehmen kann, wenn nur beides zeitlich oder räumlich getrennt voneinander erfolgt. Die Verlängerung der Cambiumzellen durch gleitendes Wachstum würde sogar die scheinbar paradoxe Möglichkeit zulassen, daß jede von ihnen sich im Laufe der Zeit um einen Betrag verkürzen kann, der, absolut genommen, ihre ursprüngliche Größe übertrifft.

ab und wird dementsprechend nicht allein durch die Größe der jeweiligen Krümmungsradien, sondern auch durch andere, kompliziertere, mechanische Momente, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, bedingt.

Im engeren Sinne vergleichbar mit den typischen Zugwurzeln sind aber erst die zweitgenannten Gewebekontraktionen. An unseren Wurzeln sind sie leicht zu berechnen, wenn der Krümmungsradius und die Dicke des betreffenden Wurzelstückes bekannt und die Konvexseite gemäß früheren Beobachtungen als unveränderlich angenommen wird. Wählen wir z. B. eine etwas stärkere, jedoch noch nicht maximale Krümmung mit einem äußeren Krümmungsradius von 1 cm und einer Wurzeldicke von 2,5 mm, so ergibt dies eine Verkürzung von 25 % auf der inneren Peripherie. In Anbetracht dessen, daß dieser Fall schon etwas oberhalb des Durchschnitts liegt, kann diese Leistung gegenüber der mancher Zugwurzeln mit Maximalleistungen von 70 % zwar nur als mäßig, immerhin aber vielen anderen als ebenbürtig bezeichnet werden.

Lohnend wäre es gewesen, einen Vergleich über die Kraftleistungen beider Wurzelarten anzustellen. Leider fehlen Zahlenangaben für die typischen Zugwurzeln und stellen sich in unserem Falle ihrer Berechnung z. T. sehr erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Einerseits hatten wir zwar festgestellt, welche Spannungen, in Gramm ausgedrückt, eine Wurzel als Ganzes annehmen kann (vgl. pag. 109), wobei es sich, wie angedeutet, nicht um Maximalwerte handelte. Andererseits müssen wir berücksichtigen, daß, entsprechend dem mechanischen Prinzip einer Spiralfeder, diese Spannungen nur einen Bruchteil derjenigen repräsentieren, die an jedem kleinen Teilstück der Wurzeln von den von uns genauer studierten Wachstumsvorgängen direkt oder indirekt überwunden werden müssen. Letztere, die erst in engerem Sinne mit den Leistungen der typischen Zugwurzeln verglichen werden könnten, müssen also recht beträchtliche sein, um so mehr als der sich größtenteils wohl passiv verhaltende Holzkörper mit gebogen bzw. tordiert [1]) werden muß. Allerdings darf man gerade diese Leistung insofern nicht allzusehr überschätzen, als ein größerer Teil der Zellen des Holzkörpers bereits in einer der jeweiligen Krümmung der Wurzel angepaßten Größe aus dem Cambium hervorgeht und demnach späterhin nur wenig Widerstand leistet. Im übrigen wissen wir aus der gewerblichen Praxis, daß Holz unter geeigneten Bedingungen sehr weitgehende Formänderungen

---

1) Torsionsspannungen spielen bekanntlich bei der Inanspruchnahme von Spiral-(Schrauben-)Federn eine hervorragende Rolle.

zuläßt und späterhin beibehalten kann, was auch bei unseren Wurzeln zutreffen dürfte. Auch läßt sich feststellen, daß der recht erheblichen Festigkeit des Holzes der Coussapoa-Wurzeln, wie sie beim Anfertigen mikroskopischer Präparate oder beim Durchschneiden einer Wurzel zum Ausdruck kommt, eine gewisse Biegsamkeit gegenüber steht, die auf der gruppenweisen Isolierung der Libriformfasern beruhen dürfte. Immerhin wird aber wohl von einer gewissen Dicke der Wurzel an der Widerstand des Holzkörpers mit die Ursache bilden, daß die Einkrümmung schließlich einmal zum Stillstand kommt und die weiter anhaltende Cambiumtätigkeit auf der Konkavseite sich nur noch darauf beschränkt, die Krümmungen auszufüllen und die Wurzel zu einem geraden zylindrischen Organ zu machen. Notwendigerweise muß aber auch jetzt noch für längere Zeit hier die Verkürzung weiter anhalten, wobei sich ganz ähnliche Verhältnisse ergeben wie die von Jost studierten Wachstumsvorgänge an den Astansätzen. Auch kann als Parallele an die Beobachtung Ursprungs (pag. 324) erinnert werden, wonach gekrümmte, mehrjährige Holzsprosse durch einseitig gefördertes Dickenwachstum die Konkavseite auszufüllen bestrebt sind.

Zum Schluß wäre noch die biologische Bedeutung der Wurzelverkürzung zu erörtern. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß den in Frage kommenden Luftwurzeln unserer Pflanze eine doppelte Bedeutung zukommt. Einmal fungieren sie als Nährwurzeln, worauf die ansehnlichen Gefäße, namentlich bei guter Ernährung, sowie die Fähigkeit, sich reichlich im Erdboden zu bewurzeln, hindeuten. Sodann dürften sie aber auch in mechanischem Sinne zur Festigung der Pflanze beitragen, ähnlich wie dies unter anderen z. B. bei der nahe verwandten Gattung Ficus in besonders auffälliger Weise durch Stützwurzeln geschieht. Für die unteren Luftwurzeln war dies ja an unseren Gewächshausexemplaren schon ohne weiteres zu erkennen: Als Stelzwurzeln dienen sie zur Unterstützung des nach unten sich verjüngenden Stammes und bilden durch teilweise Verwachsungen untereinander sogar ein festeres Gerüst. Die höher über dem Erdboden entspringenden, dementsprechend längeren und ganz frei verlaufenden Luftwurzeln sind allerdings der Mehrzahl nach noch zu dünn, um mechanischen Ansprüchen in bezug auf Druck zu genügen, jedoch zeigten einige von ihnen, daß auch sie zu erheblicher Dicke gelangen können, die unter natürlichen Bedingungen, wie die schon zitierte Abbildung[1]) von

1) Für weitergehende Entscheidungen reicht diese Abbildung allerdings nicht aus.

Martius lehrt, naturgemäß viel weiter geht und dementsprechend erhöhte Leistungsfähigkeit gegenüber den doch immerhin etwas kümmerlichen Gewächshausexemplaren zur Folge hat.

Größere Klarheit gewinnen wir, wenn wir die natürlichen Lebensbedingungen unserer Pflanze, über die einigermaßen brauchbare Angaben [1]) vorliegen, berücksichtigen. Nach diesen sind verschiedene Coussapoa-Arten, darunter C. Schottii, ansehnliche, baumartige Gewächse, die nach dem bekannten Beispiel vieler Ficus-Arten in der Jugend als Epiphyten sich auf anderen Bäumen ansiedeln und späterhin durch lange Nährwurzeln mit dem Erdboden in Berührung treten [2]). Ein Teil von diesen umkleidet den Stamm der Wirtspflanze und bildet mittelst seitlicher Haftwurzeln und gegenseitiger Verwachsungen ein dichtes Gewebe, ein anderer Teil verläuft vollständig frei. In extremen Fällen wird die Wirtspflanze erstickt und der Baum ruht jetzt selbständig auf seinem als Stelzwurzeln dienenden Wurzelsystem. Speziell zu diesen sogenannten Baumwürgern gehört auch unsere C. Schottii. Eine ältere handschriftliche Notiz im Kieler Herbar (Herb. Lucae), die offenbar von dem Sammler Luschnath herrührt, stellt direkt in diesem Punkt die Ähnlichkeit mit den baumwürgenden Feigen fest [3]).

Die Bedeutung der Wurzelkontraktion steht nun offenbar in engem Zusammenhange mit der Funktionsänderung der Nährwurzeln, indem diese gleichzeitig die Rolle von Stützwurzeln übernehmen. Von einer zweckentsprechenden Stütze müssen zum mindesten zwei Forderungen erfüllt sein: Biegungsfestigkeit und geradegestreckte Form ihrer Achse. Die erste Eigenschaft geht bekanntlich den Wurzeln im allgemeinen ab und findet sich nur in bestimmten Fällen, wie den übrigens nur kurzen und relativ dicken Stelzwurzeln des Mais, Pandanus usw. von vornherein verwirklicht. In unseren und ähnlichen Beispielen sind dagegen die langen Luftwurzeln ursprünglich mehr oder weniger dünn und biegsam, ja bindfadenartig und können ihre Biegungsfestigkeit erst durch sekundäres Dickenwachstum allmählich erreichen. Zweifellos kommt aber auch den schon für unsere Pflanze erwähnten Verwach-

1) Diese Angaben dürften hinreichenden Ersatz für den Mangel eigener Anschauung bieten.

2) Schimper (II, pag. 343) bezeichnet sie als Hemiepiphyten. Übrigens wird Coussapoa von ihm gelegentlich genannt (I, pag. 16, 60).

3) Daß unsere Pflanze auch als selbständiger Baum gedeihen kann, wie unsere Gewächshausexemplare zeigen, darf nicht überraschen, denn diese Fähigkeit besitzt z. B. auch Ficus elastica. Man wird sich übrigens auch stets gegenwärtig halten müssen, daß unsere Gewächshauspflanzen zweifellos aus ehemaligen Stecklingen erwachsen sind.

sungen der Wurzeln, die bei den Gattungen Ficus, Clusia usw. besonders typisch gefunden werden, in letzterer Hinsicht Bedeutung zu, insofern als diese ein biegungsfestes Gerüst bilden. Es wäre möglich, daß in unserem Falle die Spannung der langen Wurzeln durch ihre schnürende Wirkung die Verwachsung in gleicher Weise fördern, wie dies die Haftwurzeln tun.

Die zweite Forderung hängt mit der Biegungsfestigkeit eng zusammen. Wenn z. B. eine Pandanuswurzel auf den Erdboden trifft, so gelingt es ihr leicht in diesen einzudringen, ohne ihre Form zu verändern. Sie kann auch sofort als Stütze fungieren. Anders bei solchen Pflanzen, deren Luftwurzeln bei großer Länge nur einen relativ kleinen Durchmesser habe. Berühren z. B. die dünnen Coussapoa-Wurzeln den Erdboden, so fehlt es ihnen an einem geeigneten Widerlager, um direkt eindringen zu können; sie biegen sich um, um erst später nach Festheftung mit Wurzelhaaren und Seitenwurzeln ihr Ziel zu erreichen. Selbst wenn die Wurzel ursprünglich vollkommen gerade gewesen wäre, müßte sie jetzt, und zwar nicht nur in ihrem Spitzenteil, sondern auch höher hinauf verbogen sein, in welcher Form sie niemals, auch nicht späterhin bei erheblicherer Dicke, die Funktion einer Stütze oder Strebe übernehmen könnte. Hier würde nun die Verkürzung bzw. die durch sie erzeugte Spannung korrigierend eingreifen. Allerdings entstehen dabei, wie wir sahen, erneute Krümmungen in Gestalt von Spiralen, die aber infolge ihrer regelmäßigen Anordnung zur Längsachse der Wurzel durch die einseitige Tätigkeit des Cambiums leicht und vollständig ausgeglichen werden. Auf der anderen Seite bietet die Spiralfederkonstruktion insofern einen gewissen Vorzug, als mit einer relativ geringen Gewebeverkürzung ein ungewöhnlich großer Gesamteffekt erzielt wird. Allerdings bleibt die Kraftentfaltung in umgekehrtem Verhältnis zu dem zurückgelegten Wege entsprechend viel kleiner als dies bei einer gewöhnlichen Zugwurzel der Fall gewesen wäre. Hierauf kommt es aber auch erst in zweiter Linie an, da das Hauptziel in einer möglichst weitgehenden Verkürzung zur Geradestreckung der Wurzel bestehen würde. — Daß an unseren Gewächshauspflanzen ein beträchtlicher Teil von Wurzeln nicht den Erdboden erreicht und trotzdem Spiralwindungen gebildet hatte, ja bis zu einem gewissen Grade vielleicht durch sie daran verhindert wurde, kann natürlich unsere Auffassung nicht beeinflussen. Hier spielen eben Störungen mit, wie sie jede Gewächshauskultur zur Folge hat.

Im Anschluß an die vorstehenden Ausführungen erscheint es nicht ohne Interesse, zu prüfen, ob Einrichtungen der gleichen oder im

Prinzip ähnlicher Art bei den Luftwurzeln anderer Gewächse wiederkehren, wobei hauptsächlich an Tropenbewohner zu denken wäre. Tatsächlich existieren bald in unbestimmter, bald in präziserer Form Angaben über das Vorkommen von Spannungen, über deren Bedeutung und Herkunft aber noch durchaus Unklarheit herrscht. So kehrt ganz allgemein in den Schilderungen tropischer Regenwälder die Angabe wieder, daß die langen, vertikal verlaufenden Nähr-(Luft)wurzeln vieler Epiphyten und Kletterpflanzen gleich stramm gespannten Drähten die Verbindung mit dem Erdboden herstellen (vgl. Schimper II, pag. 324). Andererseits hat aber Stroever (pag. 12) an den Luftwurzeln von Gewächshaus-Aroideen, welch letztere Familie ja in erster Linie in Betracht käme, keine Kontraktionen feststellen können [1]) und zu gleichem Resultat scheint Went (pag. 19) durch seine Beobachtungen an Freiland-Aroideen in Buitenzorg gelangt zu sein [2]). Woher die beobachteten Spannungen stammen, ob vielleicht ihre Ursachen ganz außerhalb der Wurzeln liegen, ist also noch vollkommen unentschieden, auch können sie, da es sich allein um Nährwurzeln handelt, nicht in dem oben beschriebenen Sinne gedeutet werden. Dies ist dagegen zweifellos möglich in bezug auf Spannungen, die Went an den Luftwurzeln einer nicht näher bestimmten epiphytischen Feigenart auf Java machen konnte, deren bekanntester Vertreter, der Banyanbaum, durch die prachtvollsten Säulenwurzeln ausgezeichnet ist. Die beobachteten Spannungen waren enorm groß. Wurden derartige Wurzeln, die sich im Erdboden verankert hatten, in etwas über Meterhöhe über demselben durchschnitten oder durchsägt, so klafften sie unter allmählicher Erweiterung um mehrere bis zu 10 cm auseinander, bei einer Gesamtlänge von ca. 5 bis 11 m. Bei einer 17 mm dicken Wurzel brachten 226,5 kg noch nicht einmal die Hälfte der ursprünglichen Spannung hervor und bei einer 120 mm dicken Wurzel vermochte ein noch größeres Gewicht keine sichtbare Verengerung des Spaltes zu bewirken (Went, pag. 17/18). Über die Ursachen und Bedeutung der Spannung äußert Went keine bestimmte Ansicht. Er hebt nur hervor, daß der Turgor keine Rolle spielen dürfte, da isolierte Teilstücke beim Einlegen in Wasser keine Veränderungen erfahren und weist irgendwelche Beziehungen zu den von de Vries studierten Kontraktionswurzeln zurück. Begründet wird die letztere Behauptung nicht weiter und sie läßt sich auch mangels

1) Seine Methode, die in der Beobachtung von Verkürzungen der Wurzeln bei längerem Liegen in Wasser bestand, erscheint mir allerdings nicht für alle Fälle ausreichend.

2) Die Angaben Went's sind übrigens nach eigenen Worten lückenhaft.

anatomischer Details nicht kontrollieren. Ebensowenig gestatten seine unvollständig gebliebenen Versuche zum Nachweis einer Gewebespannung zwischen Rinde und Holzkörper, wobei die erstere negativ, die letztere positiv gespannt ist, bestimmte Schlußfolgerungen. Vor allem müßte auch hier die Bedeutung aller Faktoren, die außerhalb der Wurzel liegen, klargestellt werden. Zwar war nach Went eine Streckung der Stützpflanze ausgeschlossen, aber auch ein sekundäres Dickenwachstum des Epiphytenstammes, sowie besonders des Tragastes der Wirtspflanze[1]) wäre zu berücksichtigen gewesen. Am wichtigsten wäre aber zu prüfen, ob nicht die Erdwurzeln, mit denen sich die Luftwurzeln verankert haben, durch Kontraktion die Spannung hervorrufen können. Ganz unabhängig von den etwaigen Ursachen der Spannungen würde aber ihre Deutung in dem oben beschriebenen Sinne durchaus plausibel bleiben, zumal die Dicke der Luftwurzel darauf hindeutet, daß sie späterhin als Säulenstützen fungieren. Genauere Prüfungen und Messungen an den typischen Beispielen von Ficus religiosa usw. dürften in dieser Hinsicht noch manche interessante Aufschlüsse geben.

Beiläufig möchte ich noch erwähnen, daß die genauen Abbildungen und Beschreibungen Went's (pag. 50) von jungen hemiepiphytischen Ficuspflanzen meiner Meinung nach erkennen lassen, daß die von ihm als Speicherwurzeln beschriebenen Organe höchstwahrscheinlich teilweise typische Zugwurzeln darstellen. Sie sind mehr oder minder knollig angeschwollen und fleischig und ähneln anatomisch den von de Vries beschriebenen Zugwurzeln durchaus. Vor allem zeigen sie auf dem Längsschnitt auch den charakteristischen, welligen Verlauf des zentral gelegenen Gefäßbündelstranges, als Folge stattgehabter Verkürzung. Diese, die nach Went's Figur 21 auf Taf. IX von mir auf 8—10 % berechnet wurde, zweifellos aber höher ist, erwähnt Went zwar auch, bringt sie aber nur in Zusammenhang mit Unregelmäßigkeiten im Dickenwachstum. Daß diese Wurzeln, die übrigens morphologisch nichts mit den früher erwähnten Nährwurzeln zu tun haben, tatsächlich der Anheftung, d. h. mechanischen Zwecken dienen, hebt Went besonders hervor. Im übrigen ist es bekanntlich ein nicht seltener Fall, daß Zugwurzeln gleichzeitig Speicherfunktionen übernehmen oder umgekehrt Speicherwurzeln sich zu kontrahieren vermögen. Die letztere Eigenschaft dürfte aber ökologisch für Epiphyten nicht minder bedeu-

---

1) Went (pag. 53) erwähnt gelegentlich Spannungen in adventiven Haftwurzeln von Ficus, die doch wohl meines Erachtens sicher durch das Dickenwachstum des Wirtsstammes hervorgerufen sein dürften.

tungsvoll sein wie die Speicherfunktion. Indessen fehlen bis auf die vereinzelte Beobachtung Berthold's (pag. 607) über das Vorkommen kontraktiler Rhizoiden an einer epiphytischen Alge nähere Angaben hierüber.

Literatur.

J. Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora 1901, Bd. LXXXIX, pag. 138 f.

G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1882, Bd. XIII.

W. Docters van Leeuwen, Über die Ursachen der wiederholten Verzweigung der Stützwurzeln von Rhizophora. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1911, Bd. XXIX, pag. 476.

A. B. Frank, Lehrbuch der Botanik, Bd. I. Leipzig 1892.

Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, pag. 170.

B. Hartig, Holzuntersuchungen, Altes und Neues. Berlin 1901.

L. Jost, Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume. Bot. Zeitg. 1901, Bd. LIX, pag. 1.

L. Keller, Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dikotyledonen. Diss., Heidelberg 1889.

Martius, Flora brasiliensis, Vol. I, 1. Tabulae physionomicae. München 1840 bis 1906.

Miquel, Urticineen in Martius, Flora brasil., Vol. IV, 1. München 1852—1863.

M. Nordhausen, Zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen. Sep.-Abdr. aus Fünfstück's Beiträgen zur wissenschaftl. Bot. 1898, Bd. II.

W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II. Leipzig 1904.

A. Rimbach, I. Die kontraktilen Wurzeln und ihre Tätigkeit. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftl. Bot. 1898, Bd. II.

Ders., II. Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1899, Bd. XVII.

A. F. W. Schimper, I. Die epiphytische Vegetation Amerika's. Bot. Mitt. a. d. Tropen, Heft II. Jena 1888.

Ders., II. Pflanzengeographie. Jena 1898.

S. Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1882 (in gesammelten Mitteil.).

Valentin Stroever, Über die Verbreitung d. Wurzelverkürzung. Diss., Jena 1892.

O. Swartz, Flora Indiae occidentalis, Bd. I. Erlangen 1797.

A. Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1901, Bd. XIX.

de Vries, Über die Kontraktion der Wurzeln. Landwirtsch. Jahrb. 1880, Bd. IX, pag. 37 f.

F. A. F. C. Went, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du jard. bot. d. Buitenzorg 1895, Vol. XII, pag. 1 f.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Über die Photometrie von Laubsprossen und Laubsproßsystemen.

Von **J. v. Wiesner.**

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Dem Andenken Eduard Strasburger's gewidmet[1]).

1.

Während die an das Licht angewiesene, also vor allem die chlorophyllführende Pflanze unter natürlichen Verhältnissen an das gesamte Tageslicht oder an bestimmte Anteile desselben angepaßt ist, haben die Laubblätter, also die ausschließlichen oder doch vornehmlichsten Träger des Chlorophylls die Tendenz, soweit es für sie förderlich ist, eine bestimmte Lage zum Einfall des wirkenden Lichtes einzunehmen, wodurch eine zweckmäßige Regelung ihres Lichtbedarfes zustande kommt.

Dieser Satz, welcher sich aus meinen langjährigen Studien über die Beziehung der Pflanze zum Lichte (1878—1912) ergibt, bildet den Ausgangspunkt meiner Darlegungen, erfordert aber zu diesem Zwecke noch einige Erläuterungen.

Die Anpassung der Pflanze an das gesamte Tageslicht wird nach meinem Vorschlage als Lichtgenuß bezeichnet. Derselbe soll zahlenmäßig den Anteil angeben, den eine Pflanze zur normalen Entwicklung

---

1) Zur Feier des 70. Geburtstages E. Strasburger's war die Herausgabe einer Festschrift geplant, zu deren Ausführung neben zahlreichen Fachgenossen auch ich eingeladen wurde. Ich war rasch entschlossen, an dieser Ehrung eines so hochverdienten Kollegen Anteil zu nehmen und wählte zu diesem Zwecke das im obigen Titel benannte Thema. Die geplante Arbeit, welche ich sofort vorzubereiten begann, sollte eine kleine Erweiterung meiner photometrischen Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete bilden, welchen Gegenstand Strasburger nach mündlichen und schriftlichen Äußerungen mit Interesse verfolgte. Leider hat sein von uns allen tief beklagtes Hinscheiden die Herausgabe der projektierten Festschrift zunichte gemacht. So möge diese kleine dem Lebenden als Huldigung zugedachte Schrift dem Andenken des Heimgegangenen gewidmet sein.

und zur normalen Funktion vom Gesamtlicht empfängt. Um diesen Zweck zu erfüllen, drücke ich den Lichtgenuß aus als das Verhältnis der Intensität des Gesamtlichtes zur Intensität jenes Lichtes, welches die Pflanze auf ihrem natürlichen Standort empfängt. Diese beiden Lichtintensitäten werden photometrisch bestimmt[1]).

Die Fähigkeit des Blattes, durch die Lage zum einfallenden Lichte seinen Lichtbedarf zu regulieren, bezeichne ich als Photometrie des Blattes. Je nach dem Lageverhältnis des Blattes zum Lichteinfall unterscheide ich euphotometrische und panphotometrische Blätter. Das euphometrische Blatt ist dadurch ausgezeichnet, daß es sich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm zufallenden Lichtareals stellt. Es dient also der möglichsten Ausnützung des ihm dargebotenen diffusen Lichtes, welches für ein solches Blatt das herrschende ist. Hingegen stellt sich das panphotometrische Blatt derart, daß das direkte Sonnenlicht von größerer Intensität möglichst abgewehrt wird, aber doch auch so, um möglichst viel diffuses Licht aufnehmen zu können.

Die durch die Richtkraft des Lichtes bewirkte Lage des Blattes zum Lichteinfall entspricht entweder einem stationärem Zustande und ist eine Anpassung an mittlere Beleuchtungszustände (fixe Lichtlage)[2]), oder sie entspricht einem veränderlichen Zustande, indem das Blatt, je nach der Intensität des Außenlichtes, den euphotometrischen oder den panphotometrischen Charakter annimmt (variable Lichtlage)[3]).

Bei großem Überschuß des äußeren Lichtes kann die Photometrie des Blattes, welche doch der ökonomischen Ausnützung des Lichtes für die Pflanze zu dienen hat, auch ganz aufgehoben sein. Derartige Blätter bezeichnete ich als aphotometrische. Das aphotometrische Blatt zeigt entweder gar keine Beziehung zum Lichteinfall (Pinus usw.) oder es ist doch eine Lagebeziehung zum diffusen Lichte vorhanden (insbesondere zum Oberlicht), welche aber gar nicht durch die Richtkraft des Lichtes hervorgerufen wurde, dennoch ein für das Blatt günstiges Lageverhältnis darstellt. Solche aphotometrische Blätter habe ich als pseudophotometrische[4]) bezeichnet. Ich führe diesbezüglich ein charakteristisches Beispiel an. Alle von mir untersuchten

---

1) Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Engelmann, Leipzig 1907. Daselbst auch die einschlägige Literatur.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, 1880, Bd. II.

3) Wiesner, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1911, Bd. XXIX.

4) Wiesner, Über aphotometrische, photometrische und pseudophotometrische Blätter. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1911, Bd. XXIX.

Arten von Sedum hatten aphotometrische Blätter. Aber die Arten mit kurzen, eiförmigen oder stielrunden Blättern (S. album, acre, boloniense, reflexum usw.) sind spezifisch aphotometrisch, während die Arten, welche wie S. Telephium, S. Fabaria große flache Blätter besitzen, pseudophotometrisch ausgebildet sind. Dem Oberlichte ausgesetzt erscheinen sie euphotometrisch; aber ihre zum Oberlicht senkrechte Lage wird nicht durch das Licht hervorgebracht, sondern kommt durch Epinastie oder durch das Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus zustande.

Wie die der ganzen Pflanze zugute kommende Gesamtstrahlung mit der Lichtlage der Blätter, mit anderen Worten: wie der Lichtgenuß der Pflanzen mit der Photometrie der Blätter zusammenhängt, habe ich bereits in einer früheren Arbeit dargelegt[1]). Es scheint mir aber zum Verständnis des nachfolgenden zweckmäßig, eines der dort mitgeteilten Hauptresultate hier in Kürze wiederzugeben. Das gesamte Tageslicht hat selbstverständlich in jedem Augenblicke eine ganz bestimmte Intensität; aber die Lichtstärke, welche dem einzelnen Blatte zukommt, hängt von der Lage derselben zum Lichteinfall ab. Dies gilt für beide Komponenten des Tageslichtes, sowohl für das nach unendlich vielen Richtungen strahlende diffuse Tageslicht, als für das direkte Sonnenlicht. Selbst beim Konstantbleiben des gesamten Tageslichtes hängt die jeweilige Stärke des auf das Blatt fallenden Lichtes von der Lage des Blattes zum Horizont ab. Ebenso einleuchtend wie dies ist die Tatsache, daß die Intensität des auf das Blatt fallenden Sonnenlichtes abhängig sein muß von der Lage des Blattes zur Richtung der Sonnenstrahlen, und daß die Intensität des auf das Blatt fallenden Sonnenlichtes schwanken wird vom Maximum, welches bei senkrechtem Lichteinfall eintreten wird, bis zum Werte = 0, welcher sich bei parallelem Strahleneinfall ergeben wird. Hieraus ergibt sich die Bedeutnng der Blattlage für die Nutzbarmachung des Lichtes.

2.

Der Grundbegriff des Lichtgenusses in der oben mitgeteilten und jetzt, wie ich glaube, allgemein akzeptierten Fassung würde es zulassen, nicht nur den Lichtgenuß der ganzen Pflanze, sondern auch den eines einzelnen Blattes oder eines Laubsprosses zu bestimmen. Bis jetzt hat sich aber nur die Bestimmung des Lichtgenusses der ganzen

1) Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleich zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1912, Bd. CXXI, Abt. I.

Pflanze bewährt, weil sie uns ein brauchbares Mittel an die Hand gibt, den Lichtbedarf einer bestimmten Pflanze festzustellen, wobei aber, zur Auffindung der Kardinalpunkte: Maximum und Minimum — die Bestimmung des Optimums wurde wegen Komplikation des sicheren Nachweises bisher nur tastend vorgenommen — die Ermittlung des Lichtgenusses bestimmter Blätter erforderlich ist. Aber an sich hat man dem Lichtgenuß des einzelnen Blattes bisher fast keine Aufmerksamkeit zugewendet, und es bietet auch dieses Problem, vornehmlich im Vergleiche zum Lichtgenuß der ganzen Pflanze wenig Interesse dar. Noch weniger Interesse hat es, den Lichtgenuß eines Laubsprosses eines Gewächses zu bestimmen, obgleich auch diese Aufgabe lösbar ist.

Hingegen ist es nach meinem Dafürhalten keine unnütze Sache, an die Frage heranzutreten, wie sich die photometrischen Verhältnisse von Laubsprossen und Laubsproßsystemen gestalten.

Einige naheliegende Tatsachen fordern förmlich zu solchen Studien auf. Betrachtet man einen plagiotropen Sproß der Tanne (Abies pectinata), so sieht man, daß alle Blätter desselben die Tendenz haben, in einer und derselben Ebene zu liegen. Jedes einzelne Blatt eines solchen gewöhnlich genau horizontal gerichteten Sprosses liegt horizontal und steht senkrecht zum stärksten diffusen Lichte, welches bei horizontaler Lage des Blattes das Zenitlicht ist. In diesem Falle befinden sich alle Blätter des Sprosses in horizontaler Lage und man kann hier vom ganzen Sproß sagen, er sei photometrisch, ja sogar er sei euphotometrisch. Wie ich weiter unten genauer auseinandersetzen werde, kommen solche euphotometrische Sprosse mit ganz einheitlichem Charakter häufig bei Laubbäumen vor, und in allen diesen Fällen handelte es sich um jenen stationären Zustand, den ich mit dem heute wohl schon allgemein eingebürgerten Namen „fixe Lichtlage“ bezeichnet habe.

Was die Frage der variablen Lichtlage betrifft, so handelt es sich da um ein wichtiges biologisches Verhältnis des Laubblattes, welches oben kurz charakterisiert wurde. Von einer variablen Lichtlage von Sprossen kann aber nicht gut die Rede sein, da die Sprosse in der Zeit, in welcher sie die zur variablen Lichtlage schon geeigneten Blätter tragen, keine Wachstumsbewegungen mehr durchzumachen imstande sind.

So wird es sich also in den nachfolgenden Mitteilungen bloß um die fixe Lichtlage von Laubsprossen und Laubsproßsystemen und um die hierbei stattfindenden photometrischen Verhältnisse handeln.

3.

Indem man an unsere Frage herantritt, muß man sich wohl sofort jener Sprosse erinnern, welche als Flachsprosse (Phyllocladien, Cladodien) ausgebildet, chlorophyllreich sind und die Funktionen der an den betreffenden Pflanzen nicht oder nur sehr mangelhaft ausgebildeten Blättern übernehmen.

Ich habe die Gattungen Colletia, Mühlenbeckia, Phyllanthus und Ruscus in den Kreis meiner Untersuchung einbezogen.

Von der Rhamnacee Colletia untersuchte ich die Spezies cruciata Gill. et Hook. (südamerikanischer Xerophyt). Die Phyllocladien dieser Pflanze sind grün, aber dornig, gekreuzt-gegenständig. Die Pflanze bringt wohl Blätter hervor, dieselben sind aber sehr reduziert, klein und entschieden aphotometrisch, desgleichen die Phyllocladien.

Colletia spinosa Lam., gleichfalls ein tropischer Xerophyt, bringt im Jugendzustande neben den Phyllocladien Laubblätter hervor. Ältere, zumal blütentragende Pflanzen sind gänzlich blattlos. Die Blätter der Jugendformen stehen in den Achseln der Dornsprosse. Im Oberlichte kultiviert stellten sich die Blätter horizontal, was auf die Vermutung führt, daß sie euphotometrisch sind. Da aber unter dem direkten Einfluß der Tropenzone nach bisherigen Beobachtungen niemals euphotometrische Blätter ausgebildet werden, so ist es wahrscheinlicher, daß diese Blätter pseudophotometrisch sind. Dies müßte erst durch spätere Untersuchungen geklärt werden. Für unsere Betrachtung hat der photometrische bzw. pseudophotometrische Charakter dieser Blätter aber doch nur ein ganz untergeordnetes Interesse. Für uns ist rücksichtlich Colletia nur wichtig zu wissen, daß die Phyllocladien der untersuchten Spezies aphotometrisch sind.

Weiteres untersuchte ich in bezug auf den etwaigen photometrischen Charakter die Phyllocladien von Mühlenbeckia platyclada Meissn. (Polygonacee der Salomonsinseln). Die chlorophyllreichen Flachsprosse dieser Pflanze sind stark aufgerichtet und erweisen sich gleichfalls als aphotometrisch. Die spärlich auftretenden Blätter von der im Oberlicht kultivierten Pflanze machen den Eindruck euphotometrischer Organe, aber es bleibt auch hier zu untersuchen übrig, ob dieselben nicht pseudophotometrisch sind.

Auch die von mir untersuchten Phyllocladien von Phyllanthus speciosus Jacq. (subtropischer Xerophyt) erwiesen sich als aphotometrisch.

Eingehende Untersuchungen stellte ich an den Phyllocladien von Ruscus aculeatus an, welche Pflanze ich in den Lorbeerwäldern der

adriatischen Küste (Abbazia, Brioni) in tausenden von Exemplaren vor mir hatte und dieselben auf ihre Lichtverhältnisse in ausgedehntem Maße prüfen konnte.

Daß die grünen Assimilationsorgane von Ruscus Phyllocladien sind, wird wohl fast allgemein zugegeben. Doch ist in neuerer Zeit Velenovský[1]) wieder für die Blattnatur dieser Organe eingetreten. Ich teile deshalb einige Beobachtungen mit, welche für die herrschende Auffassung sprechen, die hauptsächlich dadurch gestützt wird, daß die fraglichen Organe Blüten hervorbringen. Ich ließ Ruscus aculeatus im Dunkeln treiben und fand, daß die etiolierten Phyllocladien sich nicht wie etiolierte Blätter, sondern wie etiolierte Sprosse verhielten. Die Blätter verkümmern im Etiolement gewöhnlich, während die Stengelglieder, welche die Blätter tragen, überverlängert sind. Ich fand nun, daß nicht nur die unangezweifelten Stengel von Ruscus eine Überverlängerung zeigen, sondern auch die Phyllocladien: sie waren im Vergleich zu den normal erwachsenen im Durchschnitt um ein Drittel verlängert und hatten nur etwa ein Viertel der Breite der normalen Phyllocladien. Die zweite Beobachtung, welche ich machte, und die ebenfalls für die Phyllocladiennatur der fraglichen Gebilde spricht, war das Auftreten von je einem kleinen Phyllocladium, an dem den Sproß abschließenden Phyllocladium. Es entsprang etwa in der Mitte des Endphyllocladiums und hatte beiläufig die halbe Länge des letzteren. Diese Sprossung habe ich aber nur sehr selten beobachtet.

Während Colletia, Mühlenbeckia und Phyllanthus Sonnenpflanzen der warmen Erdgebiete sind, ist Ruscus aculeatus eine Schattenpflanze, die also das Licht viel haushälterischer benutzen muß. Und deshalb läßt sich vermuten, daß die die Laubblätter substituierenden Phyllocladien dieser Pflanze photometrisch sind. Die Pflanze gehört dem wärmeren Europa, insbesondere dem Mediterrangebiete an, wo sie im Schutze von südeuropäischen Eichen und anderen mediterranen Laubbäumen vorkommt. In Abbazia, wo ich die Pflanze eingehend im Frühherbst zweier aufeinanderfolgender Jahre untersuchte, tritt sie hauptsächlich im Lorbeerwald auf; ich sah sie dort aber auch noch unter Eichen, Fraxinus Ornus, Ostrya carpinifolia, Cornus sanguinea und Sorbus torminalis.

Gemein hat Ruscus aculeatus mit den früher genannten Phyllocladien tragenden Gewächsen den xerophytischen Charakter, der so-

---

1) Velenovský, Zur Deutung der Phyllocladien der Asparageen. Beihefte z. bot. Zentralbl. 1903, Bd. XV und Morphologie, 1907, Bd. II.

wohl in der Lebensweise als im anatomischen Bau zum Ausdruck kommt. Wenn die Pflanze in südlichen Lagen den tiefen Schatten aufsucht, so ist sie doch auch auf ihren mehr nach Norden vorgeschobenen Standorten (am Genfersee, wo sie hauptsächlich im Schatten von Acer monspessulanum auftritt), oder in einigen Gegenden Krains immer noch ein schattenliebendes Gewächs.

Was den Lichtgenuß von Ruscus aculeatus anlangt, so habe ich in der Beobachtungszeit (anfangs September bis anfangs Oktober) zahlreiche Messungen vorgenommen, welche lehrten, daß der relative Lichtgenuß dieser Pflanze zwischen $^1/_3$ und $^1/_{53}$ schwankt. Auf Brioni, wo ich Gelegenheit hatte, die Pflanze reichlich mit Efeu zu vergleichen, konnte ich konstatieren, daß letzterer tiefer in den Waldesschatten eindringt als Ruscus, daß also das Minimum des Lichtgenusses des letzteren höher gelegen sein muß als das des ersteren.

Schon bei mittlerem Lichtgenuß und einseitiger Beleuchtung sind die Sprosse von Ruscus aculeatus heliotropisch und suchen sich eine größere Lichtstärke zu sichern. Aber gegen die untere Grenze des Lichtgenusses treten zwei merkwürdige Erscheinungen auf: nicht nur jedes einzelne seitliche Phyllocladium, mit Ausnahme des den Sproß abschließenden, welches zumeist in vertikaler Stellung verharrt, wird euphotometrisch, sondern der ganze Sproß, welcher dann zweizeilig beblättert erscheint. Jedes dieser seitlichen Phyllocladien steht senkrecht auf dem stärkeren diffusen Lichte des ihm zugewiesenen Lichtareals, es liegen auch — abgesehen von dem terminal gestellten — alle Phyllocladien desselben Sprosses in einer Ebene, so daß wir hier den Fall vor uns haben, daß nicht nur jedes einzelne Phyllocladium, sondern ein ganzes Sproßsystem euphotometrisch geworden ist. Die zweizeilige Anordnung der Phyllocladien, die immer mit Euphotometrie im Zusammenhange steht, ist früher schon beobachtet worden. In seiner noch im Erscheinen begriffenen vortrefflichen „Illustrierten Flora von Mitteleuropa“ beschreibt der Verfasser, G. Hegi, im zweiten Bande, pag. 265, ausführlich Ruscus aculeatus und gibt bezüglich der Phyllocladien an, daß sie zweizeilig angeordnet sind. Dies ist nun nicht allgemein richtig, die Regel ist wohl die schraubige Anordnung dieser Gebilde; nur die im verhältnismäßig schwachen Lichte euphotometrisch gewordenen Sprosse zeigen die zweizeilige Anordnung. Durch die euphotometrische Anordnung seines Laubes im relativ schwachem Lichte macht die Pflanze, wenn ich so sagen darf, die letzte Anstrengung, um sich möglichst viel Licht zu verschaffen. Es scheint aber zur normalen Entwicklung der Pflanze nicht mehr auszureichen,

indem die Blütenbildung unter diesen Verhältnissen schon sehr stark reduziert ist.

Auch unterhalb des Minimums des Lichtgenusses hält sich die Pflanze noch einige Zeit. Durch starke Belaubung der den Mäusedorn überdachenden Bäume kann es geschehen, daß diese Pflanze in Lichtverhältnisse gerät, welche unterhalb des Minimums des Lichtgenusses gelegen sind. Die Pflanze erhält sich dann nur kümmerlich, erzeugt keine Blüten, reift keine Früchte und zeigt die Erscheinung beginnenden Etiolements. In diesem Zustande habe ich die Pflanze bis zu einer Lichtstärke von $^1/_{100}$—$^1/_{120}$ zu sehen Gelegenheit gehabt: im dichtbelaubten Walde, angelehnt an dicke Stämme, welche der Pflanze einen großen Teil des Lichtes raubten. Solche unterhalb des Minimums des Lichtgenusses befindliche Individuen sind, wie ich auch rücksichtlich anderer Pflanzen schon früher festgestellt habe, dem Untergange geweiht.

Aber auch über dem Maximum des Lichtgenusses (bei $L = {}^1/_3 - 1$) habe ich die Pflanze gesehen. Es waren die Individuen, welche unter normalen Lichtverhältnissen aufwuchsen, denen aber durch späteres Abholzen der Waldstelle, auf welcher sie erwuchsen, oder auf eine andere Art mehr Licht zugeführt wurde, als sie vertragen. Solche Pflanzen gehen noch rascher als die zu schwach beleuchteten zugrunde; denn diese haben die Fähigkeit, etwa wie die bekannte Aspidistra elatior in voller Finsternis eine Zeit, ohne normal zu funktionieren, auszuhalten. Aber die zu stark besonnten Ruscus-Pflanzen gehen durch die direkte Wirkung der Sonne nach einiger Zeit zugrunde. Ich habe solche Pflanzen mehrmals gesehen: sie behielten nach dem Absterben ihre Form, waren aber schneeweiß geworden infolge einer vollständigen Ausbleichung der grünen Vegetationsorgane.

4.

Ich komme nun zur Betrachtung der euphotometrischen Laubsprosse. Hierunter verstehe ich jene Sprosse von Laub- und Nadelbäumen, welche sich rücksichtlich ihrer fixen Lichtlage so verhalten wie ein gefiedertes euphotometrisches Blatt. Wie an diesem die einzelnen Fiederblättchen genau den gleichen euphotometrischen Charakter haben, nämlich alle senkrecht auf das stärkste ihnen zufallende diffuse Licht gestellt sind, so treten an einem euphotometrischen Sproß längs der Achse die Laubblätter auf, alle in gleicher fixer Lichtlage. Hier stimmt also die fixe Lichtlage der ganzen Sprosse mit der fixen Lichtlage der einzelnen Blätter überein. In diesem Paragraphen fasse ich nur die Laubbäume ins Auge.

Euphotometrische Sprosse finden sich bei der Linde, Buche und überhaupt bei allen jenen Laubbäumen, bei welchen die Laubblätter lateral nach $^1/_2$ gestellt sind und die infolgedessen eine amphitrophe Verzweigung [1]) aufweisen, bei welchen die Seitenzweige an beiden Flanken der Muttersprosse stehen und die Tendenz haben, in einer Ebene zu liegen, wenn auch eine mehrfache Verzweigung eintritt, nämlich Nebenachsen der zweiten, dritten . . . Ordnung gebildet werden.

Diese euphotometrischen Sprosse und euphotometrischen Sproßsysteme treten sehr häufig in Verbindung mit horizontalem Wuchse auf, indem die tragenden Achsen im Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus die horizontale Lage einnehmen [2]).

Man begreift den Vorteil, den die horizontale Ausbreitung der Achsen den Pflanzen bietet: die euphotometrischen Blätter der ganzen Sprosse kommen gleichfalls in die horizontale Lage, denn das ganze — theoretisch genommen — in einer einzigen horizontalen Fläche gelegene Laub steht ja senkrecht auf dem stärksten diffusen Lichte des ganzen Himmels, auf dem Zenithlicht, und damit ist die größtmöglichste Ausnutzung des diffusen Tageslichtes seitens der Pflanze erreicht.

Es kann ein Sproß bei jeder beliebigen Lage zum Horizont, eine entsprechende Beleuchtung und genügende photometrische Empfindlichkeit vorausgesetzt, sich euphotometrisch ausbilden, wie dies an vielen Sträuchern (Philadelphus coronarius, Symphoricarpus racemosa, Diervilla (Weigelia) rosea, Deutzia scabra usw.) zu beobachten ist. Aber einer aufmerksamen Beobachtung kann es nicht entgehen, daß bei all diesen Sträuchern die Sprosse, namentlich bei einseitiger Beleuchtung durch Vorderlicht, sich möglichst genau horizontal zu stellen suchen, wodurch wieder die möglichste Ausnutzung des diffusen Lichtes bewirkt wird. Bei allen diesen Sträuchern kommt die horizontale Lage der euphotometrischen Sprosse durch das Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus zustande. Es ist nur die Frage, warum an demselben Strauch sich einzelne Sprosse vertikal oder in verschiedenem Grade geneigt gegen den Horizont stellen. Diese Erscheinung erklärt sich durch die von mir schon früher beschriebene „variable Epinastie“ [3]), nämlich durch den Wechsel des Grades der Epinastie je nach der Wachstumsstärke. Bei mittlerer Wachstumsstärke stellt sich

1) Wiesner, Anisomorphie. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1892, Bd. CI.

2) Wiesner, Ebenda 1902, Bd. CXI.

3) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1892, Bd. X, pag. 321 ff.

ein Gleichgewichtszustand von Epinastie und negativem Geotropismus ein, welcher zur horizontalen Lage der Sprosse führt. Mit zunehmender Wachstumsstärke richten sich die Zweige wegen abnehmender Epinastie auf. Und auch mit abnehmender Wachstumsstärke ändert sich der Grad der Epinastie; eine Sache, die bei diesen Sträuchern im Einzelnen noch genauer zu studieren wäre. Die Tendenz dieser Sträucher, ihre Sprosse euphotometrisch auszubilden und sich durch Horizontalstellung die größte Stärke des Himmelslichtes zu sichern, ist überhaupt ein höchst interessanter Gegenstand, der eine weitere eingehende Untersuchung wert wäre. Ich will nur noch eine Bemerkung über diese Phänomen hier anführen. Die bei einseitiger Beleuchtung im Vorderlichte sich horizontal weiter entwickelnden euphotometrischen Sprosse der gesamten Sträucher werden offenbar heliotropisch nach vorn dirigiert, und zwar durch das Vorderlicht, welches viel schwächer ist als das Oberlicht, welches die Blätter dirigiert. Die horizontal gerichteten euphotometrischen Sprosse werden also gleichzeitig durch Vorder- und Oberlicht beeinflußt, ein merkwürdiger Fall funktioneller Korrelation, den ich schon vor vielen Jahren an Keimlingen der Tanne zu konstatieren Gelegenheit hatte, wo die Blätter in der Ausbreitungsebene (sog. Kantenheliotropismus nach K. Linsbauer zeigend) nach dem Vorderlichte, die Blattflächen nach dem Oberlichte sich richten[1]). So wie die Kotylen der Tanne unter dem Einfluß des Zenithlichtes sich horizontal stellen und in diese Horizontalebene die heliotropische Sichelkrümmung der Kotyledonen erfolgt; so bewegt sich ein horizontal wachsender euphotometrischer Sproß in einer Horizontalebene dem Vorderlichte, bzw. dem stärksten Vorderlichte zu.

Der horizontalen Lage der Sprosse kommt wegen stärkster Ausnutzung des Tageslichtes eine hohe biologische Bedeutung zu, welche, wie wir gesehen haben, sowohl für Sträucher als für Bäume gilt.

Mit bezug auf die Vorteile, welche die horizontale Sproßentfaltung dem Baume bietet, möchte ich noch folgende Bemerkung hier einschalten. Das Blatt kann unter dem Einflusse des Oberlichtes auch an vertikalen Sprossen die horizontale Lage einnehmen und wird daraus denselben Vorteil ziehen, wie wenn es an einem horizontalen Stengel stehen würde. Aber die Ausbreitung der Baumkrone wäre bei vertikalem Wuchs der Sprosse sehr eingeschränkt. Gerade die horizontale Ausbreitung der Äste bewirkt die möglichste Ausbreitung der Krone

---

1) Heliotropische Erscheinungen, 1880, Bd. II, pag. 48. Daselbst auch eine Abbildung der gleichzeitig auf Ober- und Vorderlicht reagierenden Kotyledonen der Tannenkeimlinge.

und die zweckmäßigste „Lichtraumnutzung"[1]. Wie gering ist beispielsweise die Lichtraumnutzung bei der Pyramidenpappel, deren Äste die Tendenz zum vertikalen Aufstreben haben und die zudem mehr auf das relativ schwache Vorderlicht als auf das Oberlicht angewiesen sind.

5.

Nicht nur Laubbäume, sondern auch Nadelhölzer haben die Fähigkeit zur Ausbildung horizontal liegender euphotometrischer Sprosse und Sproßsysteme, insbesondere die tannenwüchsigen Koniferen und in vollendetster Weise die Tanne (Abies pectinata). Es entsteht aber die Frage, ob die uns so auffallend als euphotometrische Sprosse entgegentretenden Zweige der Tanne nicht den pseudophotometrischen Charakter besitzen, d. h. daß die behufs Ausnützung des Lichtes so zweckmäßige Anordnung der Nadeln an solchen Zweigen gar nicht durch die Richtkraft des Lichtes bedingt werde. Zu dieser Vermutung wird man durch die Tatsache geleitet, daß die „Scheitelung" der Tannennadeln sich auch einstellt, wenn man die Sprosse von der Knospe an in voller Finsternis sich entwickeln läßt. Wie ich mich durch Versuche überzeugte, tritt unter diesen Verhältnissen, insbesondere an der Unterseite, die Scheitelung der Nadeln immer ein, wenn auch nicht so vollständig wie dies an Lichtsprossen zu bemerken ist. Schon Frank[2]) hat die bei Lichtausschluß sich einstellende Scheitelung der Nadeln an den Tannensprossen gesehen und hat diese Erscheinung auf die Wirkung der Schwerkraft zurückgeführt. Diese Auffassung kann aber nicht



Fig. 1. Im Dunkeln erzogene, noch ganz junge Sprosse der Tanne, welche bereits die beginnende Scheitelung der Nadeln zeigen. Der im Bilde sichtbare Topfrand erklärt die Richtung der photographischen Aufnahme: Man sieht die Pflanze so, wie sie von oben betrachtet erscheint.

1) Wiesner, Lichtgenuß, 1907, pag. 7 und 89 ff.

2) Die natürliche Richtung der Pflanzenteile, Leipzig 1870, Lehrbuch 1892, pag. 916. Leipzig 1870.

richtig sein, weil sie bei jeder Zweigrichtung immer in gleicher Weise vor sich geht, nämlich die Richtung der Nadeln keine Beziehung zur Vertikalen hat, sondern stets nur zur Lage der Sproßachse, wobei die einzelnen Blätter die verschiedensten Lagen zum Horizont annehmen können. Es unterliegt gar keinem Zweifel, daß man es hier, der Hauptsache nach, mit einer spontanen

Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 2. Im Dunkeln erzogene junge Sprosse von Abies Nordmanniana. Die Scheitelung erfolgt an der oberen und unteren Sproßseite. Im Bilde, welches die Pflanze in horizontaler Projektion wiedergibt, ist nur die Oberseite der jungen Sprosse zu sehen. Die Scheitelung erfolgte durch Plagionastie der Nadeln. Ansicht von oben (s. die Texterklärung bei Fig. 1).

Fig. 3. Horizontal erwachsener Sproß von der Buche. Schon die aus der Knospe tretenden, noch aphotometrischen Blätter sind infolge von Plagionastie nach oben gewendet. Ihrer Anlage und ersten Entwicklung entsprechend müßten sie ohne plagionastische Bewegung im Profil zu sehen sein.

Nutationsform zu tun hat, welche sich von der gewöhnlichen Epinastie der Blätter bloß durch die Richtung der Bewegung unterscheidet. Nach meinen Untersuchungen, die ich hier nur berühren kann, über

welche ich später ausführlich berichten werde, hat man es hier mit einer dem plagiotropen Sprosse eigentümlichen Nastie (Autonastie) der Blätter zu tun, welche ich als *Plagionastie* bezeichne. Bisher kannte man nur Formen von *Orthonastien*, das sind (autonome) Nastien mit *einer*, gewöhnlich vertikalen aber immer stationären Symmetrieebene (Epinastie und Hyponastie der Blätter), während aber die *Plagionastie* dadurch ausgezeichnet ist, daß sich während des Wachstums die Symmetrieebene der sich bewegenden Blätter fortwährend ändert[1]).

Die Scheitelung der Koniferennadeln beruht also nicht, wie *Frank* meinte, auf Geotropismus, sondern auf Plagionastie, welche allerdings mit Geotropismus kombiniert sein kann.

Die Plagionastie, welche bei den Tannennadeln so klar ausgesprochen ist, beherrscht auch die Blätter plagiotroper Laubsprosse. An horizontalen Buchensprossen sind die Spreiten der eben aus der Knospe kommenden Blätter schon nach oben gewendet, wenn auch noch nicht wie das im Oberlicht herangewachsene Blatt horizontal gestellt (Fig. 3). Man sieht hier deutlich, daß *die spätere photometrische Lage durch Plagionastie vorbereitet wird.* Ich habe schon in einer früher veröffentlichten Arbeit[2]) den Nachweis geführt, daß die fixe Lichtlage des Blattes sich erst spät, aber selbstverständlich noch vor Beendigung des Wachstums des Blattes einstellt und durch Epinastie vorbereitet wird, indem das anfänglich hyponastische Blatt sich durch Epinastie so wendet, daß seine Oberseite dem Lichte zugekehrt ist.

Die fixe Lichtlage der Blätter tritt also spät ein und wird stets durch eine Autonastie (Epinastie oder durch Plagionastie) *vorbereitet.*

Dies gilt auch für die Tanne, welche durch die im Dunkeln sich vollziehende Scheitelung der Nadeln gar keine Ausnahmestellung einnimmt, sondern so wie die Buche und alle anderen mit photometrischen Blättern versehenen Pflanzen sich verhält. Auch bei der Tanne erfolgt die fixe Lichtlage spät und wird an allen plagiotropen Sprossen durch Plagionastie vorbereitet.

---

1) Die Kürze, mit welcher ich oben die Plagionastie charakterisierte, könnte zu der Meinung führen, daß an plagiotropen Sprossen keine Orthonastien auftreten können. Diese Auffassung wäre nicht richtig, denn es können die in der Symmetrieebene des Sprosses gelegenen oberen und unteren Blätter auch orthonastisch sein.

2) Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1911, Bd. CXX.

Man muß deshalb auch die Tanne in jene Kategorie von Gewächsen stellen, welche euphotometrische Sprosse und Sproßsysteme bilden. Ja die Tanne stellt den vollendetsten Typus solcher Gewächse dar, der höchst augenfällig ist, weshalb ich in obiger Darstellung (2) von diesem Falle ausging.

6.

Man wird wohl jeden Sproß, welcher photometrische Blätter trägt, als photometrischen und jeden Sproß der nur aphotometrische Blätter trägt, als aphotometrischen Sproß bezeichnen dürfen.

Der euphotometrische Sproß wurde oben bereits genau charakterisiert und ausführlich erörtert. Was den panphotometrischen Sproß anlangt, so wird man denselben sehr häufig ausgebildet finden, z. B. bei der Eibe (Taxus baccata), wo die der starken Wirkung der Sonne ausgesetzten Sprosse durchwegs panphotometrisch sind, während die Schattensprosse sich durchwegs als euphotometrisch zu erkennen geben[1]).

Damit ist schon gesagt, daß an einem und demselben Holzgewächse sowohl euphotometrische als panphotometrische Sprosse auftreten können; dies ist sogar häufig der Fall, indem an sehr vielen Holzgewächsen die peripheren Sprosse panphotometrische, die inneren euphotometrische Blätter tragen[2]). Die Tanne ist ein Beispiel für einen unter normalen Verhältnissen aus euphotometrischen Sprossen zusammengesetzten Baum. Wenigstens gilt dies für die plagiotropen Sprosse, welche, abgesehen von dem orthotropen Hauptsproß, den Baum aufbauen. Die Blätter des Hauptsprosses sind nicht euphotometrisch, sondern neigen mehr oder weniger stark zu panphotometrischer Ausbildung.

Gewächse von durchaus panphotometrischem Charakter der Sprosse kommen gewiß vor, sind aber bisher nicht ermittelt worden, da sie wohl eine Seltenheit bilden. In meiner oben genannten Schrift („Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter . . .") habe ich nur einen einzigen, aber auch nur mit einer gewissen Einschränkung hierher gehörigen Fall angeführt, nämlich Olea europaea, bezüglich welcher ich zeigte,

---

1) Panphotometrische und euphotometrische Sprosse der Eibe sind abgebildet in meiner Schrift: Bemerkungen über den Zusammenhang von Blattgestalt und Lichtgenuß. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1908, Bd. CXVII, pag. 1270.

2) S. hierüber Wiesner, Weitere Studien usw., wo für einzelne Gewächse der Lichtgenuß in Zahlen ausgedrückt ist, bei welchem das panphotometrische Blatt in das euphotometrische übergeht.

daß der sog. kritische Punkt des Lichtgenusses (nämlich jener Wert, bei welchem der Umschlag des panphotometrischen Blattes in das euphotometrische eintritt) in der Nähe des Minimums des Lichtgenusses gelegen ist, „oder faktisch gar nicht erreicht wird[1]). In diesem letzteren Falle besteht der Baum faktisch nur aus panphotometrischen Sprossen.

7.

Es scheint schon von vornherein einleuchtend, daß anisophylle Laubsprosse, die fast durchweg photometrisch sind, den euphotometrischen Zustand nicht erreichen können. Denn an jedem anisophyllen Sproß kann man obere und untere (bzw. äußere und innere), endlich seitliche Blätter unterscheiden, welche in der dekussierten Insertion verharren, mithin nicht in Eine Schicht gelegt erscheinen, während es zum Charakter des euphotometrischen Sprosses gehört, daß alle seine Blätter, wie die Fiederblättchen eines gefiederten Blattes in einer Schicht gelegen sind.

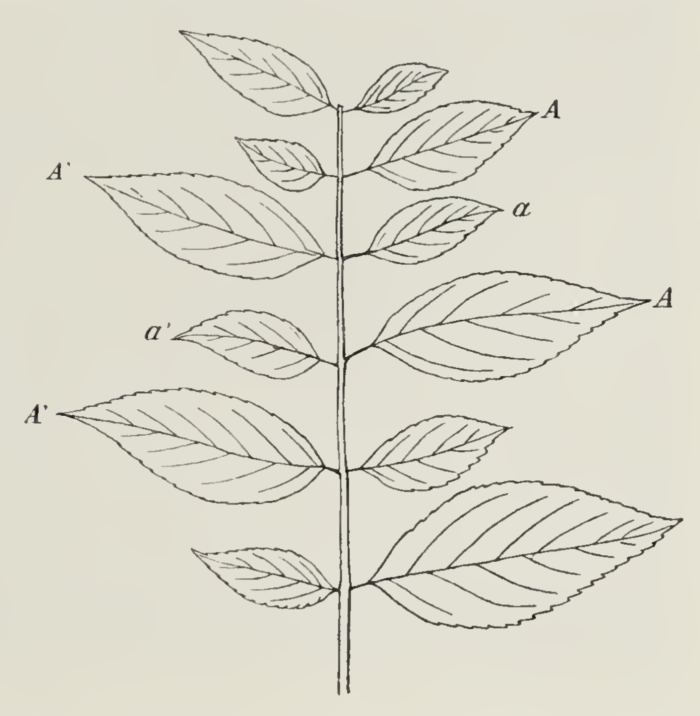


Fig. 4. Schema der (lateralen) Anisophyllie von Strobilanthes scaber nach Erreichung der fixen Lichtlage des Sprosses; also Umbildung eines anfänglich die dekussierte Blattanordnung zeigenden Sprosses in einen eben ausgebreiteten euphotometrischen Sproß. *a* kleines Blatt zwischen zwei großen Blättern *A*, *A*. *a'* kleines Blatt zwischen zwei großen Blättern *A'*, *A'*.

Es trifft dies auch faktisch in der Regel zu, wie man namentlich an großblätterigen anisophyllen Bäumen (Negundo fraxinellifolium, Aesculus hippocastanum, Paulownia imperialis usw. leicht erkennen kann. Aber bei manchen Acer-Arten mit kleinen oder mittelgroßen Blättern und kurzen Internodien, selbst bei unseren gewöhnlichen Ahornen, sieht man nicht selten eine gewisse Annäherung an die euphotometrische Sproßbildung, welche sogar einen geringen Grad von Schichtkronigkeit zur Folge hat.

Die ungemeine Mannigfaltigkeit der Natur zeigt sich auch hier. Ich kann einen Fall von Anisophyllie anführen, welcher mit der Ausbildung von auf das vollkommenste ausgeprägten euphotometrischen Sprossen verknüpft ist. Ich habe diesen Fall vor Jahren schon beschrieben, aber verstand ihn damals noch nicht in jenen Zusammenhang zu bringen, welcher hier

1) l. c. pag. 166.

betont wird. Es handelt sich um Strobilanthes scaber Nees, welche Pflanze ich in Buitenzorg auf Java zu beobachten Gelegenheit hatte[1]). Die Blätter sind dekussiert angeordnet, die einzelnen Blattpaare ausgesprochen anisophyll. Später erfolgt eine Drehung der Stengelglieder und der Blätter in der Art, daß das ganze Laub in einer Fläche sich ausbreitet. Infolge der Anisophyllie bildet nunmehr das Laub des Sprosses jenes „Mosaik", welches A. v. Kerner zuerst an Efeu und anderen Pflanzen beschrieb, dessen Zustandekommen bei Strobilanthes scaber nunmehr klar geworden ist: durch Drehung der Internodien und der Blätter des anisophyllen Sprosses kommt zwischen je zwei großen Blättern, den Raum nahezu erfüllend, stets ein kleines Blatt zu liegen (s. Fig. 4). Soweit hatte ich damals die Sache erfaßt, nunmehr ist es mir klar geworden, daß hier ein Fall vorliegt, in welchem ein anisophyller Sproß auf der Höhe seiner Entwicklung den Charakter eines euphotometrischen Sprosses annimmt. Unter anderem ein Beweis, daß der euphotometrische Charakter eines Blattes erst in späten Entwicklungsstadien sich ausbildet, worauf bereits oben die Aufmerksamkeit gelenkt wurde. Denn daß der im Lichte in eine Ebene sich ausbreitende Laubsproß damit die fixe Lichtlage erreicht, kann wohl keinem Zweifel unterliegen; ich habe diese Tatsache bereits in der zuletzt genannten Abhandlung festgestellt. Ich habe durch Anisophyllie bedingte euphotometrische Sprosse auch noch an Cytharexylon quadrangulata Jacq. (Verbenacee) und in schwacher Ausbildung auch beim Cornus sanguinea beobachtet. Figdor fand sie später auch bei Rhamnus anisophyllus Oliv. und bildete den Fall auch ab[2]).

8.

Zuletzt habe ich noch eines merkwürdigen Falles zu gedenken, den ich an Tsuga canadensis Carr. beobachtete. Er besteht darin, daß bestimmte Blätter eines euphotometrischen Sprosses aphotometrisch ausgebildet sind. An den Sprossen dieser Konifere tritt Anisophyllie auf[3]). Die in der Nähe der obersten Kante der plagiotropen Sprosse entspringenden Nadeln sind auffallend kleiner als alle

---

1) Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg. V. Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1894, Bd. CIII, pag. 639 ff. Dazu Tafel IV.

2) Figdor, Die Erscheinung der Anisophyllie, pag. 27 ff., Tafel VII, Fig. 3. Leipzig und Wien 1909.

3) S. hierüber Figdor, l. c. pag. 43 und 117. Daselbst auch der Hinweis, daß bereits Frank die Anisophyllie von Tsuga canadensis im Jahre 1868 beobachtet hat, die Pflanze aber als Pinus canadensis anführt. Auch Kny (1882) kannte die Anisophyllie dieser Konifere.

übrigen. Es ist nun sehr merkwürdig, daß diese kleinen Blättchen der Achse angedrückt bleiben, ihre ursprüngliche Richtung nicht verlassen haben, mithin keiner nachträglichen Epinastie unterlegen sind. Sie sehen mit ihrer weißlichen Unterseite nach oben, sind also zweifellos aphotometrisch, während die übrigen bei gleicher Lage des Sprosses normalen, also grün aussehenden Blätter euphotometrisch sind. Diese am ausgebildeten Sprosse umgekehrt orientierten Blätter sind nicht nur aphotometrisch, sondern auch, wenigstens in Rücksicht auf Assimilation, so gut wie funktionslos. Ich habe bemerkt, daß diese Blätter im Durchschnitte früher als die normalen Blätter abgeworfen werden, was mit ihrem Charakter als funktionslose Organe im ursächlichen Zusammenhange steht. Manchmal erhalten sie sich aber doch noch, und stehen, allerdings schon abgestorben, noch im nächsten Jahr am Sprosse.



Fig. 5. Horizontal ausgebreitetes Sproßsystem von Tsuga canadensis. Jeder einzelne Sproß ist im wesentlichen euphotometrisch ausgebildet. Nur die an der obersten Kante desselben stehenden Blätter (sie sehen mit ihren weißen Unterseiten nach oben) sind aphotometrisch.

Es scheint mir bemerkenswert, daß auch die aphotometrischen Blätter von Tsuga canadensis nicht der Epinastie unterliegen, was ich an allen typisch aphotometrischen Blättern (nämlich solchen, welche sich nicht pseudophotometrisch ausgebildet haben) beobachtet habe, z. B. an Sedum album, Pinus sp., Thuya sp., Grasblätter usw. Da, wie wir gesehen haben, die Epinastie (bzw. die Plagionastie) die Photometrie und damit die fixe Lichtlage der Blätter vorbereitet, so wird das Fehlen der Epinastie bei typisch aphotometrischen Blättern verständlich.

Herr Privatdozent Dr. O. Richter, Adjunkt am k. k. pflanzenphysiologischen Institut der Wiener Universität, hatte die Güte, die photographischen Aufnahmen zu den Textfig. 1—3 und 5 dieser Abhandlung auszuführen, wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche.

Ende August 1912.

Materialien zur Morphologie der Meeressiphoneen.
II. Bau des Thalloms von Dictyosphaeria.

Von **W. Arnoldi.**

(Botanisches Institut der Universität Charkow.)

(Mit Tafel VI und 23 Abbildungen im Text.)

Die Gattung Dictyosphaeria, eine Vertreterin der Familie der Valoniaceen, ist weit verbreitet auf den Riffen der Tropenmeere, wo sie entweder als vereinzelte größere Thallome vorkommt oder als Rasen die Korallensteine überzieht.

In der östlichen Tropenregion, namentlich in den Meeren des Malayischen Archipel, fand die bekannte holländische „Siboga"-Expedition drei Arten der Gattung Dictyosphaeria, deren Beschreibung im Journal La nuova Notarisia durch Mme Weber van Bosse veröffentlicht wurde. Die eine davon war bereits früher als D. favulosa Ag. bekannt, zwei andere, nämlich D. Versluysi Web. v. Bosse und D. intermedia Web. v. Bosse, sind bei dieser Gelegenheit zum ersten Male beschrieben worden. D. Versluysi ist ein gewöhnlicher Riffbewohner im Malayischen Archipel.

In ihren Diagnosen weist Mme Weber van Bosse auf einige Angaben früherer Autoren über D. favulosa Ag. auf, welche dem wahren Bau dieser Algen widersprechen. Z. B. Wille und Schmitz finden im jugendlichen Thallom der D. favulosa Ag. ein dichtes vielzelliges Gewebe, welches darauf in einschichtige Flächen zerrissen wird. Mme Weber van Bosse meint, es wären dabei irrtümlicherweise zwei Arten, D. favulosa Ag., welche in der Tat in erwachsenem Zustand aus einer Zellschicht besteht und eine neue Art, D. Versluysi Web. v. Bosse, die stets mehrschichtig bleibt, als eine einzige Spezies behandelt worden. Zugunsten Mme Weber van Bosse's sprechen auch die Abbildungen verschieden großer Thallome von D. favulosa Ag. im vorzüglichen Atlas japanischer Algen von Okamura (I). Kleine, junge Thallome sollen nach Weber van Bosse hohl und kugelig, die größeren ausgewachsenen, einschichtig und fadenförmig sein. Trotz wiederholter Studien blieb bis jetzt der feinere Dictyosphaeria-Bau unaufgeklärt.

Indem ich an Korallenriffen des Malayischen Archipels Algenmaterial sammelte, fand ich eine große Anzahl von Dictyosphaeria-Thallomen. Ich fixierte das frische Material an Ort und Stelle namentlich mit Flemmings Flüssigkeit. Die Bestimmung der Algen zeigte, daß ich es mit zwei Arten zu tun hatte, nämlich D. favulosa Ag. und D. Versluysi Web. v. Bosse. Mme Weber van Bosse hatte die Liebenswürdigkeit, mir ihre drei Formen zur Verfügung zu stellen, was für mich eine um so größere Bedeutung hatte, als ich dieselben nun als kritisches Material bei meinen eigenen Bestimmungen verwenden konnte. Außerdem hatte Mme Weber van Bosse die Güte, mir einige von ihren Beobachtungen an den erwähnten Algen mitzuteilen, wofür ich der verehrten Erforscherin der Tropenalgen hier meinen innigsten Dank ausspreche.

Die Literatur zur Familie der Valoniaceen ist in Oltmanns' Handbuch (I. Teil), sowie in Wille's Bearbeitung (I.—II.) angeführt.

Leider konnte ich in den Besitz der Arbeit: Crosby, Observations on Dictyosphaeria (Minnesota Bot. Studies ser. 3, Part. I) nicht kommen, da aber diese Arbeit von Wille, Oltmann's und Weber van Bosse erläutert wurde und den Gegenstand lange nicht erschöpft, so erlaube ich mir, auf nähere Besprechung der Schrift nicht einzugehen.

Dictyosphaeria favulosa (Ag.) Decñe

ist als bekannteste Vertreterin der Gattung schon lange ein Gegenstand algologischer Untersuchungen. Schon 1892 gibt George Murray (I) eine ausführliche Charakteristik dieser Art, sowohl auf Grund eigener Untersuchungen, als schriftlicher Mitteilungen solch eines Algenkenners wie Fr. Schmitz. Doch wie gesagt wirft Mme Weber van Bosse diesen Autoren die Verwechselung zweier Arten vor. Auch ist die Anschauung von Schmitz nicht begründet, das Wachstum von Dictyosphaeria komme dadurch zustande, daß ein verzweigter Chladophora-artiger Faden kongenital verwächst. Auch andere Angaben Murray's sind lückenhaft. So fehlt fast durchgehends bei Murray und Okanura die Behandlung des Zellenbaues, also Zytologisches (histologisches).

Erwachsene Thallome von D. favulosa Ag., welche gewöhnlich den Systematikern als Beschreibungsmaterial dienten, fand ich in größerer Zahl als Tellerchen mit eingeschlagenen Rändern (Fig. 1, 2) oder als große einschichtige Flächen von unregelmäßiger Form, die die Art ihrer Entstehung nicht verrieten.

Neben diesen erwachsenen Thallomen fanden sich junge, welche eine ganz andere Form und Struktur zeigten. Diese kleinen Thallome zeigten eine birnartige Form und stützten sich auf dünne fußartige Fortsätze, welche von der unteren dem Substrate zugewandten Seite abzweigten. Durch solche Thallome geführte Schnitte weisen einen von einer Zellschicht umgebenen Hohlraum auf. Mir gelang es nicht, bei dieser Art das ein- oder zwei- bis dreizellige Entwicklungsstadium zu finden, doch das weitere Wachstum der jungen Thallome erklärt in genügender Weise die Entstehung des Hohlraumes und anderer Eigentümlichkeiten des Thallom-Bau. — Wie aus Fig. 3 und 4 zu sehen ist, entsprossen die fußartigen Fortsätze aus denselben Zellen, die zur Wand des Hohlraumes gehören. Indem sie in den Innenraum einwachsen, vergrößern sie noch mehr den Hohlraum.

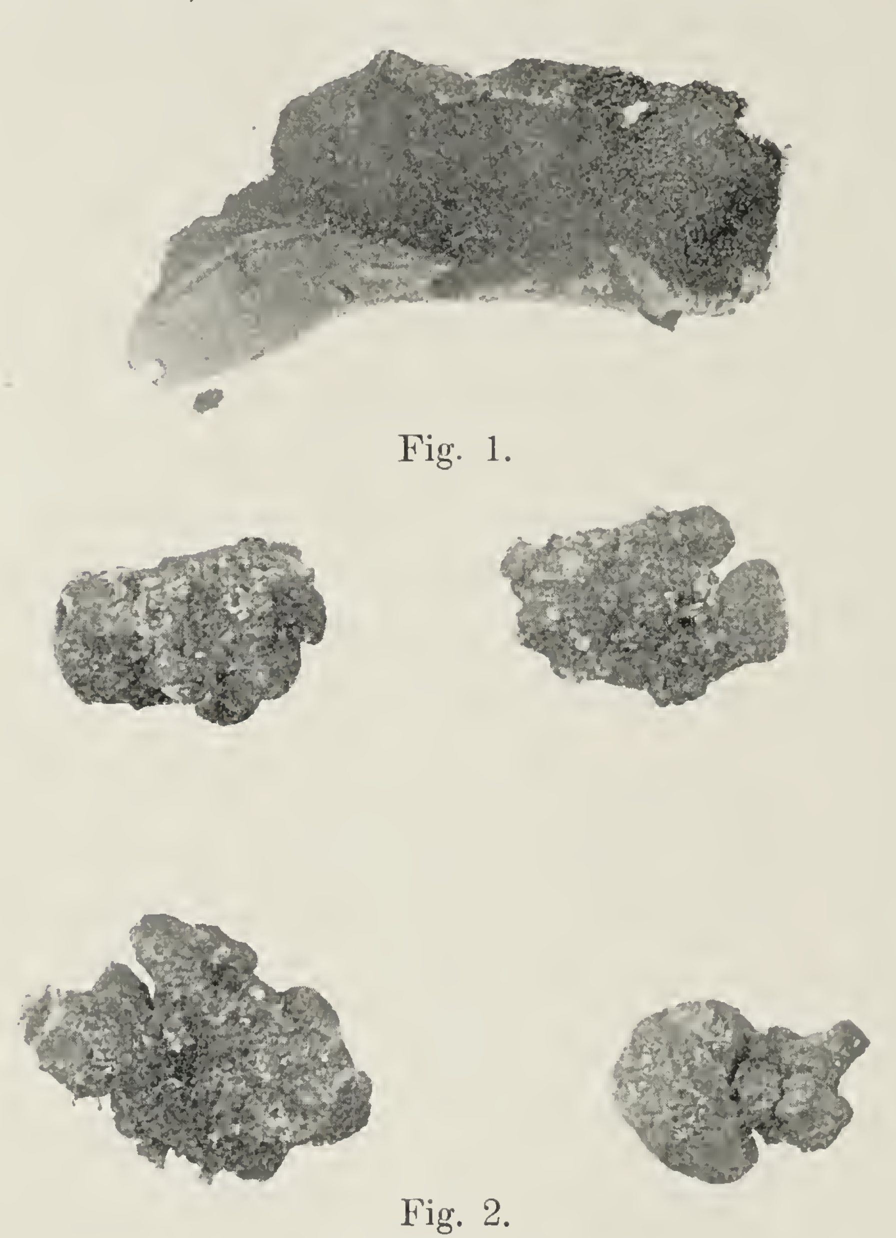


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1 u. 2. Photographische Aufnahme von Dictyosphaeria favulosa.

Bleiben wir bei dem jungen Thallom von D. favulosa. Fig. 3 gibt uns einen Längsschnitt durch ein solches Thallom. Sein äußerer Teil stellt eine Zellschicht dar, deren Zellen mit ihren Radialwänden einander begrenzen. In zwei Zellen sieht man zwei nebeneinanderliegende Protoplasten, welche noch keine eigenen Zellhäute ausgeschieden haben. Längs der Peripherie sieht man stellenweise sehr deutlich die alte Zellwand, während der innere Teil von dünneren, ziemlich regelmäßig angeordneten Wänden durchquert wird. Es ist nicht schwer, ihre Richtung verfolgend, in ihnen die Zellwände jener Zellen wiederzuerkennen, die ihrerseits einige nebeneinander liegende Zellen bildeten. Es wäre nur zu antworten auf die Frage, warum denn die Überbleibsel der Protoplasten nicht zu sehen sind, während

nur die Zellhäute noch sind. Doch darüber unten; jetzt wollen wir die weiteren Zellteilungen und die Perlschnuren, die den Zellwänden aufgelagert sind, erläutern.

Fig. 4 führt ein ziemlich großes Thallom vor mit einem großen Hohlraum, einige Zellen (als Flecke sichtbar) und stellenweise gut zu sehende Reste von Zellhäuten. Es ist interessant, die Form der nach oben gekehrten Zellen hervorzuheben. Sie sind an ihren Seiten zusammengepreßt, so daß eine Art Papillen resultiert, welche Haberlandt's lichtbrechende Linse nachahmen. Nach Erreichung einer gewissen Größe zerreißt der Ball in seinem oberen Teile und rollt sich zu einer einschichtigen Fläche auf. Diese Form des erwachsenen

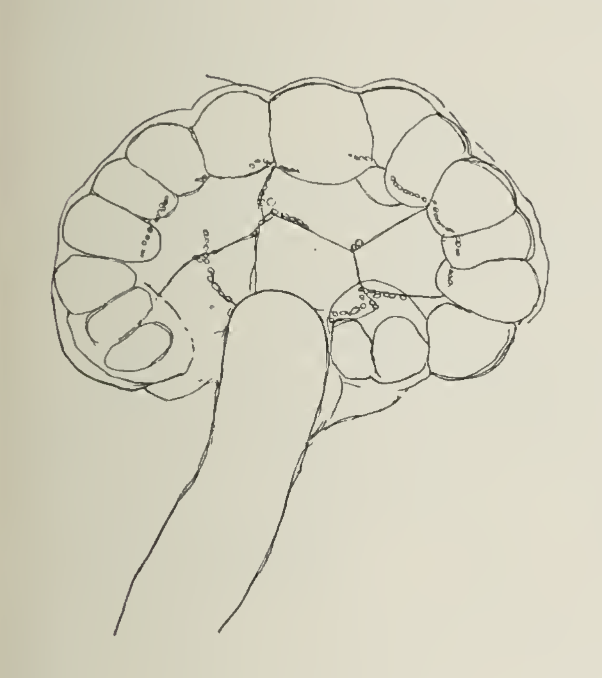


Fig. 3. Dictyosphaeria favulosa. Längsschnitt durch den Thallus. Schwach vergr.

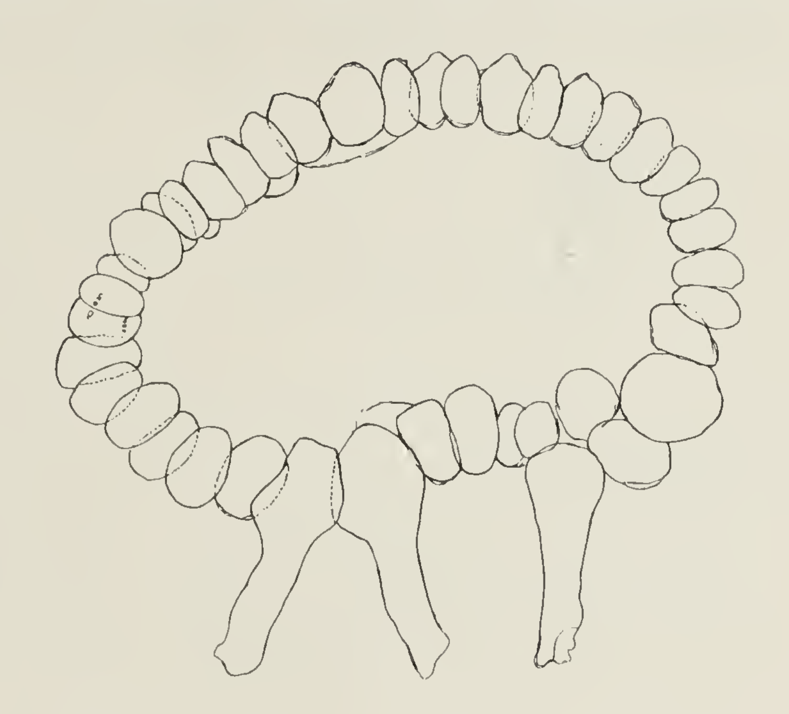


Fig. 4. Dictyosphaeria favulosa. Längsschnitt durch den Thallus mit drei Fußzellen.

Thalloms wird verständlich, wenn wir die Teilungsweise der Zelle verfolgen.

Die erwachsene Zelle von Dictyosphaeria favulosa führt einen Protoplasten, welcher aus einer dünnen wandständigen Protoplasmaschicht mit ihren Organen besteht und eine große Vakuole mit Zellhaft einschließt, durch dessen Turgor das Protoplasma der Zellwand ausgedrückt wird. Während der Teilung schrumpft nun der Protoplast durch Plasmolysierung auf die Hälfte oder noch mehr seiner ursprünglichen Größe zurück (Fig. 5) und teilt sich in radiärer Richtung in zwei, vier, seltener mehr Teile. In Fig. 5 ist ein optischer Schnitt angeführt durch eine Zelle mit einem in zwei Hälften geteilten Protoplasten, während Fig. 6 eine Reihe Zellen, von der Oberfläche gesehen, zeigt. Interessant ist dabei die Abtrennung des Protoplasten von der Zellwand und seine Teilung als zellhautloser Körper. Beide Zeichnungen

zeigen die jungen Protoplasten als Körper von kugelförmiger oder elliptischer Form mit abgerundeten Ecken. Die Mutterzellwand beteiligt sich an der Teilung keineswegs. Sie markiert nur die vorhergegangenen Teilungen. Wenden wir uns nun zu der Fig. 3, so erscheint uns der in derselben wiedergegebene Bau des Thalloms begreiflich, ebenso wie das spätere, als Fig. 4 gezeichnete Stadium. Die Linien, welche Fig. 3 durchkreuzen, sind nichts anderes als Überbleibsel von Mutterzellen, welche Tochterzellen den Ursprung gaben, während die in radiärer Richtung fortschreitenden Teilungen die Einschichtigkeit der Thallomwand bedingen. Doch findet diese radiäre Teilungsrichtung nicht immer statt im Thallom von D. favulosa. An erwachsenen, nunmehr einschichtigen zellartigen Thallomen sind nicht selten Fälle

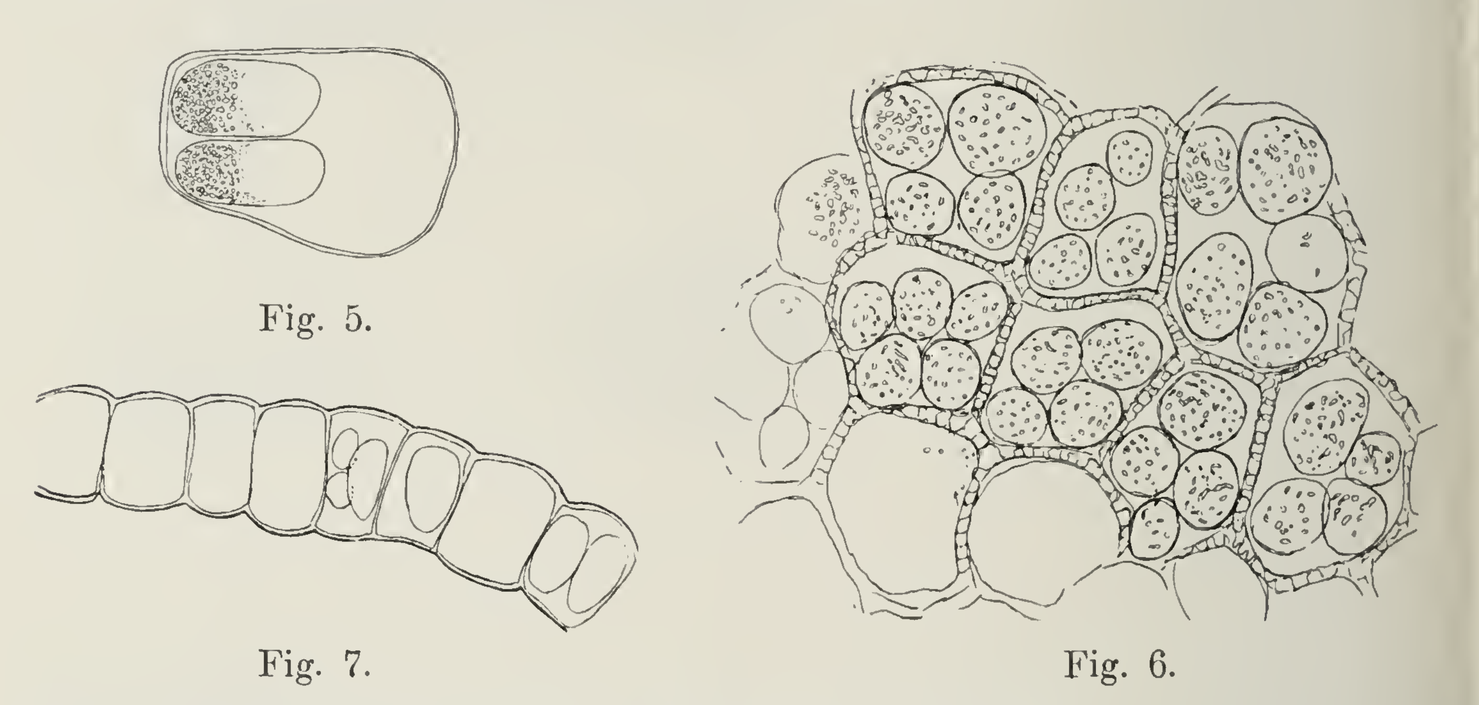


Fig. 5. Fig. 7. Fig. 6.

Fig. 5. Dictyosphaeria favulosa. Eine Zelle in der Teilung.
Fig. 6. Dictyosphaeria favulosa. Die in der Teilung sich befindenden Zellen.
Fig. 7. Dictyosphaeria favulosa. Ein Stück des Thallus mit sich teilenden Zellen.

von Teilungen in tangentialer Richtung, wie es Fig. 7 zeigt: doch verändert sich auch in diesem Falle der Charakter der Teilung nicht: beide Protoplasten sind von geringerem Umfange als der ursprüngliche. Dieselbe Teilungsweise erklärt die Anwesenheit einer alten Zellhaut an einem jungen, in Teilung begriffenem Thallom.

Charakteristisch für den Dictyosphaeria-Bau sind specifische Zellen, die von Murray als tenacula, von deutschen Autoren als Hapteren bezeichnet werden. Man könnte sie auch Stützzellen nennen. Diese Stützzellen sind verschieden bei jeder Dictyosphaeria-Art. Bei D. favulosa erscheinen sie sehr früh, noch im Anfange des Zellwachstums und ihre Form ist von ihrem Entstehungsorte abhängig. Entspringen sie den Fußzellen, also ohne dem Drucke von Nachbar-

zellen ausgesetzt zu sein, so ist ihre Form eine andere, als wenn sie zwischen anderen Zellen entstehen.

Die Gattung Valonia, die Dictyosphaeria nahe steht, führt nach den früheren Angaben Faminzin's, Schmitz's und den vollständigeren von Kuckuck zwei Arten von linsenförmigen Zellen, von denen die einen große blasenartige Zellen, die kleineren Verankerungsorgane die Hapteren bilden. Dictyophaeria besitzt nur kleine linsenförmige Zellen, welche an die Hapteren von Valonia erinnern. An den Fuß-

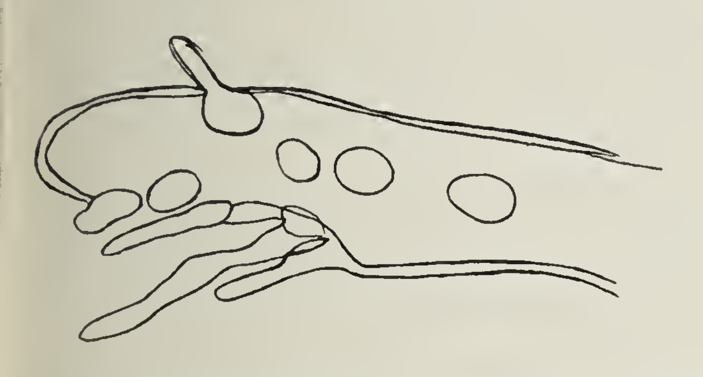


Fig. 8. Dictyosphaeria favulosa. Eine Fußzelle mit rhizoidähnlichen Fortsätzen.



Fig. 9. Dictyosphaeria favulosa. Eine Fußzelle mit Stützzellen.

zellen entstehen diese Stützzellen als linsenartige Zellen, welche in die Länge wachsen, für gewöhnlich keine Verzweigungen bildend, wie aus Fig. 8 zu sehen ist. Sie erinnern dann eher an Rhizoiden, welche sich zu verankern suchen, in anderen Fällen (Fig. 9) zeigen sie von Anfang an unregelmäßiges Wachstum und fangen an, sich kräftig zu verzweigen, korallenartige Auswüchse bildend. Doch ihre größte Entwicklung erreichen diese Stützzellen, indem sie an Thallomzellen entstehen und dieselben gleichsam zusammenfügen. Murray bildet solche Zellen bei Dictyosphaeria favulosa in Taf. VI, Fig. 2*a*—*c* seiner Phycological Memoirs ab. Mit noch größerer Ausführlichkeit führt sie der Atlas O. Kamura's vor (Pl. XL, Fig. 19—21). Deshalb werde ich nicht weitere Aufmerksamkeit ihrem Bau schenken. Ich erwähne nur, daß sie an den jüngsten Zellen entstehen und bei nächstfolgenden sich zu parallelen Reihen anordnen, wie aus Fig. 10 zu sehen, wo eine Dictyosphaeria-Zelle abgebildet ist, die zwei Gürtel aus Stützzellen führt. In anderen Fällen, an jüngeren Zellen kann man sie nur an einem Ende, das dem Zellinneren zugewandt ist, gewahr werden. Zwischen den Zellen ihre Stellung einnehmend, wie aus Fig. 6 zu sehen ist, nehmen sie die Form von Zähnen an und verbinden die Zellen zu einem festen Verband.

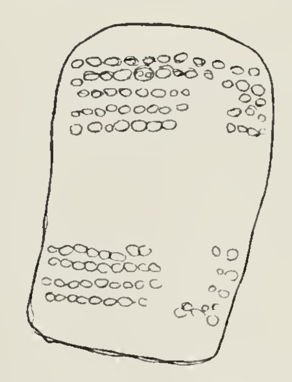


Fig. 10. Dictyosphaeria favulosa. Eine Thalluszelle mit mehreren Reihen der Stützzellen.

Ihre Form hängt davon ab, ob die Zellen mehr oder weniger isoliert oder zusammengefügt sind. Ihre Form ist besonders gut bei Dictyosphaeria Versluysi ausgesprochen, zu deren Beschreibung ich mich nun wende.

Dictyosphaeria Versluysi Web. v. Bosse.

Die betreffende Literatur ist dürftig, sie beschränkt sich auf die Angabe von Weber van Bosse und jene Bemerkungen, die in der Arbeit Murray's anzutreffen sind, der diese Alge zur nahe verwandten Art D. favulosa rechnete. Murray reproduziert sogar in Fig. 4 „internal projections from cell-wall" — also Zellwandauswüchse, welche für D. Versluysi so charakteristisch sind. Seine Fig. 1 *f* gehört auch eher zur genannten Art, als zu D. favulosa, wie im Text gesagt wird.

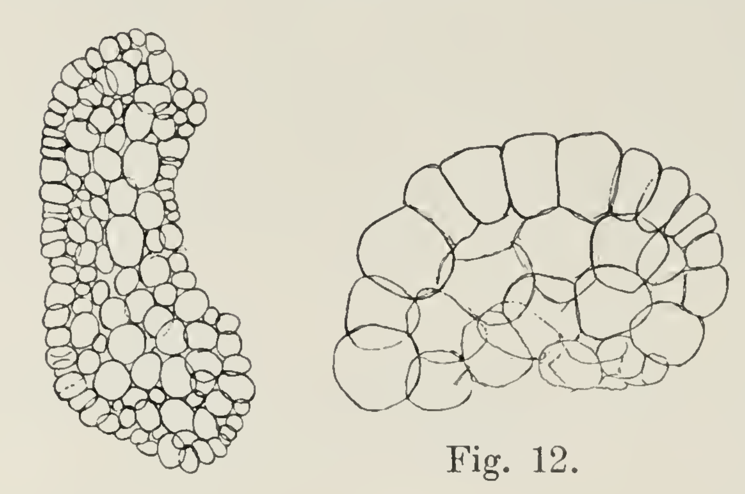


Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 11 u. 12. Dictyosphaeria Versluysii. Längsschnitt durch den Thallus.

Die massiven Thallome von D. Versluysi bleiben ihr ganzes Leben lang feste Körper, worauf schon Mme Weber van Bosse hinweist. Ein Schnitt durch das Thallom bei sehr kleiner Vergrößerung, ist in Fig. 11 abgebildet. Diese Zeichnung zeigt den gleichartigen Bau des Thallom's, dessen äußere Zellen mehr oder weniger polyedrisch, dessen innere Zellen mehr oder weniger abgerundet sind, und Interzellularräume entstehen lassen.

Fig. 12 führt einen etwas anderen Typus vor. Die Zellen sind sehr groß und ihre Zahl, die das Thallom ausgebildet, ist verhältnismäßig kleiner als im ersten Falle. Die mittlere Größe der Zelle des erwachsenen Thalloms erreicht 1,5 bis 1,8 mm. Der Unterschied im Ausbau der Thallome von D. favulosa und D. Versluysi findet seine vollkommene Erklärung in der Teilungs- und Wachstumsart des Thalloms, die für jede Alge charakteristisch ist. Fig. 13 zeigt ein

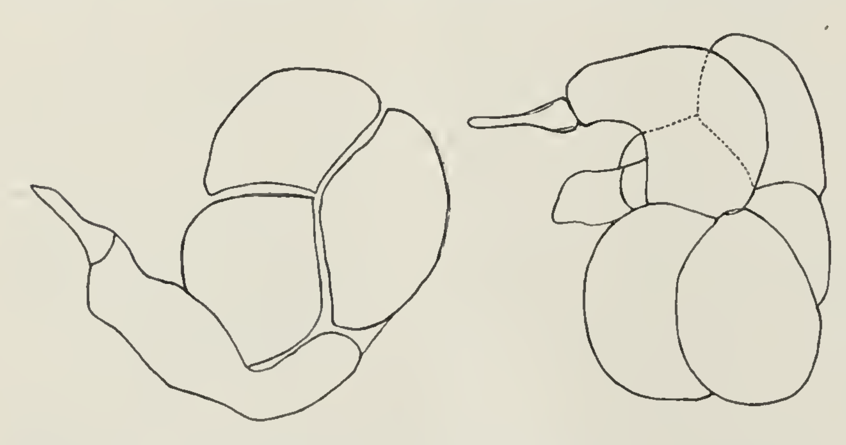


Fig. 13. Dictyosphaeria Versluysii. Junge Entwicklungsstadien.

junges Entwicklungsstadium von D. Versluysi. Das Thallom besteht aus wenigen enganliegenden und einen Fuß bildenden Zellen. Dieses Thallom ist von der Seite aufgenommen worden, wobei es von unten gesehen, nicht einen vollständigen Zellverband zeigt, sondern die Stelle, wo sich verbindende Stützzellen einlagern, die hier wegen der Dicke der Zellen und ihrer Unklarheit nicht abgebildet wurden. Auf späteren Stadien vermehren sich die Thallomzellen durch Teilung, doch geht diese auf anderem Wege, als bei D. favulosa vor sich. Zwischen zwei Protoplasten entwickelt sich eine Querwand, welche die Zelle in zwei Hälften zerlegt und beide Schwesterzellen bleiben nebeneinander liegend. Dank einer derartigen Teilung des Thalloms bildet sich kein Hohlraum, und es bleibt dicht und vielschichtig. Eine andere Eigentümlichkeit von D. Versluysi bilden deren Stützzellen und die zahlreichen Zellwandauswüchse, welche in das Innere der Zellen eindringen.

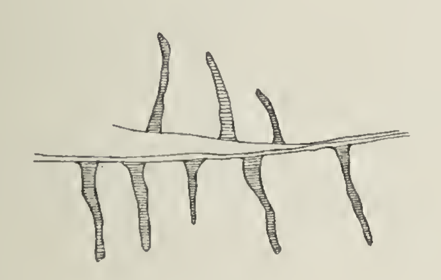


Fig. 14.



Fig. 15.

Fig. 14. Dictyosphaeria Versluysii. Die inneren Zellwandlamellen.

Fig. 15. Dictyosphaeria Versluysii. Die inneren Stützzellen.

Diese Auswüchse gleichen Stalaktiten und zeigen einen deutlich geschichteten Bau. An einigen von ihnen wird man eine gewisse Periodizität des Wachstums bemerken können, da die Schichten der Auswüchse oft durch Zwischenräume getrennt erscheinen. Außer den gewöhnlichen Auswüchsen kommen auch verzweigte vor. Es fällt schwer, die Funktion dieser Bildungen zu erklären. Sollten sie das Resultat von einem Übermaß von Zellwandstoffen sein, oder kommt ihnen eine mechanische Bildung zu? Sie kommen in sehr großer Zahl vor und Fig. 14 gibt einen kleinen Teil einer zwei Zellen scheidender Querwand wieder, die mit Auswüchsen überdeckt ist.

Die Stützzellen von D. Versluysi zeigen eine charakteristische Form, welche durch ihren Entstehungsort bedingt wird. Wenn sie zwischen drei zusammentretenden Zellen gebildet werden, so bilden sie drei Fortsätze, die von einem Stiele abzweigen, wobei diese Fortsätze einmal kurz und dick, dann wieder stark verlängert und sehr deutlich

sind (Fig. 15). In anderen Fällen liegen sie als lockere Reihe der Zellwand frei an und nehmen außerordentlich sonderbare Formen an, wie aus Fig. 16 zu sehen ist, deren Erklärung nicht leicht zu geben ist. Dort endlich, wo Zellen die dicht zusammengelagert sind, bekommen die Stützzellen einen charakteristischen Bau der vielfach an die Zähne eines Zahnrads erinnert: sie werden massiver und erscheinen kurz und dick gezähnt (Fig. 17).



Fig. 16. Fig. 17.
Fig. 16 u. 17. Dictyosphaeria Versluysii. Die inneren Stützzellen.

Diese Merkmale berechtigen vollkommen die Zuzählung dieser Alge zu einer neuen Art, und natürlich ist es das beste, den durch Mme Weber van Bosse gegebenen Namen für diese Alge beizubehalten.

Dictyosphaeria intermedia Web. v. Bosse
wurde mir durch den verehrten Autor überreicht und entstammt dem Material der Siboga-Expedition. Diese Art ist augenscheinlich seltener,



Fig. 18. Dictyosphaeria intermedia. Längsschnitt durch den Thallus.
Fig. 19. Dictyosphaeria intermedia. Längsschnitt durch den Thallus.

als vorhergehende. Bei Web. v. Bosse sind nur zwei Fundorte angegeben, der eine ist „Récif de D'jankar; île de Java"; doch konnte ich die Alge daselbst nicht finden. Diese Art verbindet Merkmale beider obengenannten Dictyosphaerien. Auf den jüngeren Entwicklungsstufen stellt sie einen dichten Körper vor und wird aber später hohl und einschichtig. Dem Baue der Zellen nach kommt diese Art der D. favulosa näher, als der D. Versluysi. Die durch das junge

Thallom von D. intermedia geführten Schnitte weisen Bilder wie Fig. 18 und Fig. 19 auf, welche bei verschiedenen Vergrößerungen aufgenommen sind. Fig. 18 führt einen vollständigen Schnitt vor, aus welchem ersichtlich ist, daß das Thallom im Anfange dicht gebaut, darauf aber dank Zellteilungen nach Art der D. favulosa einen zentralen Hohlraum freiläßt. An den Zellen dieses Thalloms entstehen gemäß Fig. 19 ebensolche Stützzellen, wie bei D. favulosa, deren Verzweigungscharakter ebenfalls an diese Alge erinnert (Fig. 20). Die Art des Wachstums des Thalloms von D. intermedia rechtfertigt vollkommen den von Web. v. Bosse gegebenen Namen — es ist eben eine intermediäre Dictyosphaeria-Art.

Bau des Protoplastes.

Der Zellenbau bei den Dictyosphaeria-Arten ist bei allen drei ungefähr derselbe, so daß ich es unterlasse, weiter unten zu erörtern, welche Art mir als Untersuchungsobjekt diente. Was D. intermedia betrifft, so erlaubte leider die ungenügende Fixierung mit Alkohol nicht einen Einblick in den Zellenbau dieser Alge zu gewinnen. Die meisten Thallome von D. favulosa und D. Versluysi wurden an Ort und Stelle mit Flemming's Flüssigkeit fixiert, dann mit Wasser ausgewaschen und nach und nach in 50 % Alkohol übergeführt. Ein Teil der Thallome wurde an Rasiermesserschnitten studiert, ein anderer wurde in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten.

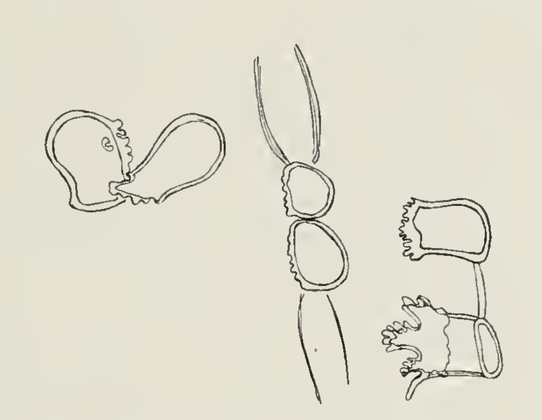


Fig. 20. Dictyosphaeria intermedia. Stützzellen.

Die Zellwand der peripherischen Zellen des Thalloms von D. Versluysi oder die inneren und äußeren Tangentialwände des einschichtigen Thalloms der ausgewachsenen D. favulosa zeichnen sich durch besondere Mächtigkeit aus. Sie bestehen aus zahlreichen einander deckenden Schichten und zeigen außerdem eine deutliche Schraffierung, die in zwei gegeneinander rechtwinkeligen Richtungen bemerkbar ist. Ein ähnlicher Zellwandbau ist schon durch Faminzin für Valonia utricularis beschrieben worden und wurde durch Kuckuck an V. macrophysa bestätigt. Die radiären Wände des einschichtigen Thalloms von D. favulosa und die Wände der inneren Zellen von D. Versluysi sind bedeutend dünner und zarter, zeigen eine schwache Schichtung, während die Schraffierung an ihnen doch sichtbar ist. Chlorzinkjod übt nur

eine schwache Wirkung aus, indem die Zellwände an ihren Rändern blau werden, wogegen andere auf Dictyosphaeria epiphytisch wachsende Algen deutlich gefärbt werden. Es besteht also die Zellwand von Dictyosphaeria nicht aus reiner Zellulose.

Der Protoplast stellt, wie erwähnt, einen den Zellsaft einschließenden Sack vor; das Protoplasma mit ihren Kernen und Chromatophoren ist nur eine dünne peripherische Schicht. Im Bau des Dictyosphaeria-Thalloms kommt eine gewisse Polarität zum Ausdruck. So sind die äußeren Zellen des Thalloms von D. Versluysi etwas anders gestaltet als die inneren, im Zellenbau der einschichtigen D. favulosa ist ebenfalls ein Unterschied zwischen dem oberen und dem unteren Teil der Zelle und deren Mitte zu bemerken. Dieser Unterschied ist mit der Lage der Chromatophoren verbunden, welche andererseits von der Beleuchtungsweise der Zellenteile abhängig ist. In der Tat zeichnen sich die Chromatophoren, die in den peripherischen Zellen der Außenwand angelagert sind, durch ihre erhebliche Größe aus. Sie stellen flache, in die Länge gezogene Körper mit unregelmäßigen Konturen dar, wie aus Taf. VI, Fig. 1 ersichtlich ist. Solche Körper sind nicht selten untereinander verbunden, doch ist wahrscheinlich diese Erscheinung auf Fixierungs-Perturbationen zurückzuführen. Häufiger kommen solche Chromatophoren, wie in Taf. VI, Fig. 2 vor, nämlich gleichmäßig nach allen Richtungen entwickelte, mit viereckigem Umriß. Diese Figur zeigt einige zusammengeschmolzene Chromatophoren, deren jeder von erheblicher Größe ist. Im Körper der Chromatophoren fallen vor allem auf die ansehnlichen mit Stärkesphären umgebenen Pyrenoide. Der vollkommen entwickelte Pyrenoid, wie das Taf. VI, Fig. 2 und Textfig. 22 u. 23 zeigen, ist polyedrisch von einem hellen Ringe umgeben, und rings herum nimmt die Stärke Stellung. An mit Flemmings Lösung fixierten und mit Eosin und Jod gefärbten Präparaten zeigen die Pyrenoide eine charakteristische Rosafärbung, während die Stärke sich violett färbt. Werden nun solche Präparate mit Heidenhains Eisenhämatoxylin überfärbt, so nehmen die Stärkekörner diese Farbe nicht auf, während der Pyrenoidkörper sehr intensiv schwarz gefärbt wird und mit Widerstreben diese Farbe beim Auswaschen abgibt. Die Fähigkeit des Pyrenoiden, Eisenhämatoxylin aufzunehmen, erlaubt ihn leicht zu entdecken und zu studieren. In Taf. VI, Fig. 2 sind einige Pyrenoide mit Stärkesphären abgebildet. Die einen sind wabig und rundlich, die anderen in die Länge gezogen und etwas gebogen, als wenn sie im Begriff wären, sich durchzuschnüren. Ein großer Pyrenoid in der Mitte zeigt einen geschichteten Bau. Dieses Bilden entspricht

vollkommen den Zeichnungen Chmieliewski's, die Pyrenoide von Zygnema und von anderen Algen betreffend. Nur die Außenhüllen scheinen zu fehlen, doch ist wohl daran die Überproduktion von Stärke in den Pyrenoiden schuld.

Diese Eigenschaften kommen an den erwachsenen Chromatophoren zum Augenschein, welche an den dem Lichte zugewandten Seiten der Zelle ihre Stellung einnehmen. Doch je weiter wir in das Innere des Thalloms eindringen, desto mehr verändert sich die Form der Chromatophoren. Leider wurden die Beobachtungen an fixiertem Material vorgenommen, so daß über die Intensität der Chromatophorenfärbung sich wenig sagen läßt. Wenn wir bei geringer Vergrößerung (500 mal) den Bau des Protoplasten der inneren Zellen des Thalloms von

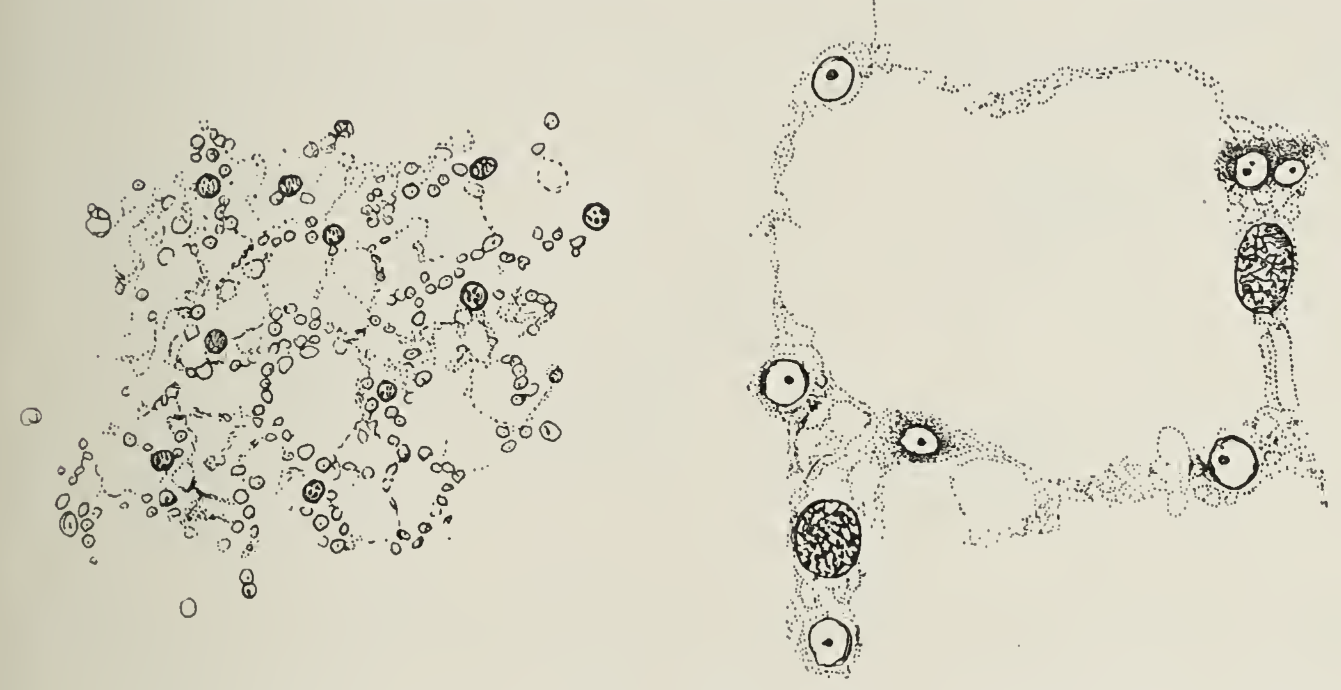


Fig. 21. Dictyosphaeria Versluysii. Protoplasmawandbeleg mit zahlreichen Pyrenoiden und Kernen. Vergr. 500.

Fig. 22. Dictyosphaeria Versluysii. Protoplasma mit Kernen und Pyrenoiden. Vergr. 1600.

D. Versluysi studieren, so bekommen wir ein Bild, ähnlich der Fig. 21. Es ist ein Protoplasmanetz, in dem intensiv gefärbte Kerne in großer Anzahl zerstreut zu sehen sind und eine Menge von Körpern, welche durch Jod violett gefärbt werden, durch Färbung mit Eisenhämatoxylin einen mittleren dunklen Punkt zu erkennen geben, welche auf die Anwesenheit eines Pyrenoids hinweist.

Unter Anwendung von homogenen Systemen kann man mit größerer Genauigkeit diese Teile des Protoplasten auseinandersetzen. Fig. 22 gibt den Protoplasten der inneren Zellen von D. Versluysi wieder. In der Protoplasmamasche sieht man zwei Kerne und einige Stärkesphären, welche um ihre Pyrenoide herum sich ausgebildet haben. Solche Stärkesphären werden in das Protoplasma eingeschlossen und zwischen ihnen und Plasma gibt es kein Zwischenorgan; nur zuweilen

sieht eine größere Anhäufung von Protoplasma, doch ist auch diese Erscheinung keine konstante. In Fig. 22 sieht man um 2—3 Pyrenoiden eine Protoplasmaanhäufung, die übrigen Pyrenoiden sind in üblicher Weise angeordnet. Textfig. 23 und Taf. VI, Fig. 8, 9, 12, 14 bestätigt noch mehr diese Beobachtung. Die Pyrenoide mit ihren Stärkesphären entstehen im Protoplasma, welches weder Chormatophoren, noch andere Plastiden enthält. Eher könnte man auf eine gewisse Abhängigkeit des Auftretens des Pyrenoids von der Anwesenheit des Zellkerns oder auf ihre Wechselwirkung hinweisen. Der Pyrenoid entsteht in unmittelbarer Nähe des Zellkerns, obgleich auch das sich nicht verallgemeinern läßt, da es Pyrenoide gibt, die von denselben mehr oder weniger entfernt sind. Indem wir von diesen tiefliegenden Teilen des Thalloms zu mehr peripherisch gelegenen Schichten heraufrücken, können wir bemerken, wie allmählich die Chromatophoren entstehen,

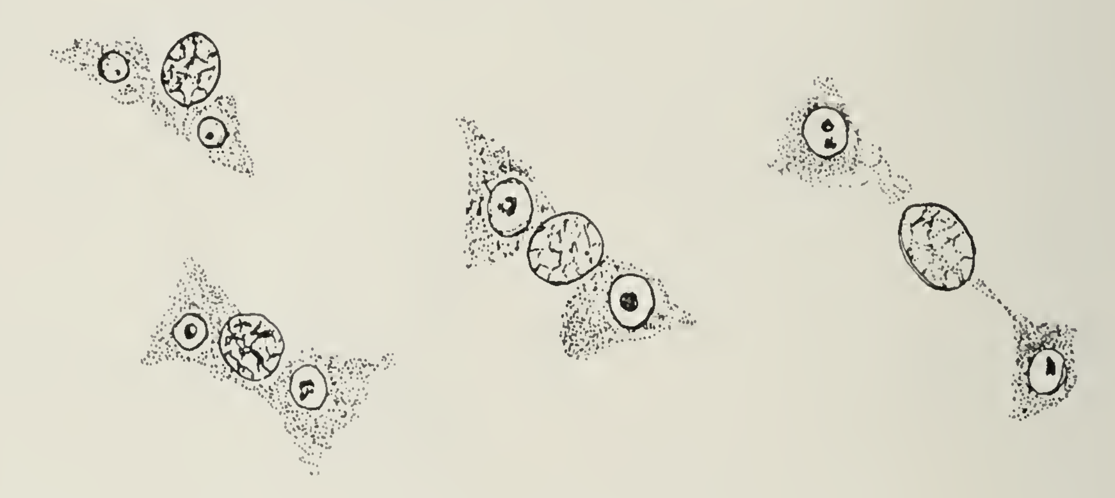


Fig. 23. Dictyosphaeria Versluysii. Protoplasma mit Kernen und Pyrenoiden. Vergr. 1600.

zuerst als schwach konturierte, dann immer deutlichere und festere Umrisse gewinnende Bildungen. Der Zusammenhang zwischen Chromatophoren und Kernen wird zu dieser Zeit sehr ausgesprochen. Gewöhnlich entspricht jedem Chromatophor sein Zellkern, wenn dieser Chromatophor geheilt wird, so nimmt daran auch der betreffende Zellkern teil, wie aus Fig. 27 ersichtlich ist.

Die Dictyosphaeriakerne zeigen folgende Eigentümlichkeiten. Fig. 21 zeigt die Verteilung der Kerne im Protoplasmanetz, und aus oben angeführter Beschreibung geht hervor, daß der Zusammenhang zwischen Chromatophoren und Kernen ein sehr enger ist; Bezirke von Protoplasma mit je einem Kern und einem Chromatophor stellen gleichsam Energiden der polyenergiden Dictyosphaeria dar.

Die Form der Zellkerne ist rund, oval oder eiförmig. Die Größe schwankt zwischen 6—8 μ in der Längsrichtung, 4—5 μ in der Richtung der Querachse, doch in einzelnen Fällen erreicht sie 10 μ. In

den vegetativen Zellen ist der Kern deutlich wabig; Taf. IV, Fig. 6, 10, 11, 15 geben dies nur schematisch wieder, denn in Wirklichkeit ist der Bau weit regelmäßiger und ausgeprägter als die Zeichnung zeigt. Der Zellwand folgt der Inhalt des Kerns; dort, wo die Waben aufeinander stoßen, findet man knotenartige Verdickungen, die noch begieriger als das Netz selbst Eisenhämotoxylin aufnehmen. Das Netz macht den Eindruck von gefärbten Fäden, die in futteralartige Bänder eingeschlossen sind. Die Nukleolen fehlen gänzlich. Nicht alle Kerne zeigen solche Bilder, zuweilen treten die Maschen des Netzes nicht so deutlich hervor und der Kern bekommt eine schwammige Struktur. Selten kommt im vegetativen Kern auch der Nukleolus in Sicht oder auch ein heller Raum — vermutlich eine Vakuole. Die Kerne der Valoniaceae wurden von Schmitz und besonders Fairchild studiert, welcher den Teilungsprozeß bei Valonia utricularis verfolgen konnte. Nach ihm geht die Teilung sowohl amitotisch als mitotisch vor sich, doch zeigt auch die mitotische Teilungsweise viel Eigenartiges und geht im Innenraume der Mutterkernmembran vor sich, was auch von Kursanow beobachtet wurde bei Vaucheria-Arten. Leider fehlten mir bei Dictyosphaeria einige Teilungsstadien. Taf. IV, Fig. 13 weist auf ein Stadium das dem Fairchildschen in seiner Fig. 11 abgebildeten vorgeht und der Fig. 51 von Kursanow, die eine Bildung der Chromosomen vorführen soll, entspricht. Waren diese Stadien fast Ausnahmefälle, so war das in Taf. VI, Fig. 7 reproduzierte Stadium an meinen Präparaten oft anzutreffen. Diese nahe gegenseitige Lagerung der Kerne ist mir nicht verständlich, da doch bei jedem Teilungsmodus die Kerne einen gewissen Raum zwischen ihnen frei geben müssen.

Die Fortpflanzung von Dictyosphaeria.

Da nach allen Eigentümlichkeiten des Thalloms zu urteilen Dictyosphaeria Valonia nahe steht, so wäre natürlich auch auf einen ähnlichen Fortpflanzungsvorgang bei einigen Algen zu schließen. Unter dem großen Material von D. favulosa und D. Versluysi, das mir zur Verfügung stand, gelang es mir, einige Zellen zu finden, welche entweder sich zur Fortpflanzung vorbereiteten oder schon bewegliche Elemente ausbildeten. Ein vollständiges Bild der Fortpflanzung konnte ich nicht erhalten, deshalb war ich gezwungen, mich auf einzelne Momente zu beschränken.

Als erstes Vorbereitungsstadium zu einer Fortpflanzung könnte das in Taf. VI, Fig. 3 abgebildete gelten. Sie stellt einen Teil des

Protoplasten der Zelle dar, in dem wesentliche Veränderungen im Vergleich zum normalen Bau eingetreten sind.

Die Chromatophorlamellen erscheinen an fixierten Präparaten undeutlich, es verschwinden auch die Stärkekörner und ihre Pyrenoide, das ganze Protoplasma nimmt eine gleichmäßig schaumige Struktur an, stellenweise erblickt man im Protoplasmanetz zerstreute, durch Osmiumsäure gebräunte Körperchen, die besonders intensiv sich mit Hämatoxylin färben lassen und sehr deutlich treten zahlreiche Zellkerne hervor.

Die Zellkerne sind 8—9 μ groß, ihre Netzstruktur wird nunmehr undeutlich und in jedem Kern wird man einen sehr deutlichen Nukleolus gewahr. Solch ein Bild erinnert an ähnliche Stadien der Arbeit von Kuckuck (Fig. 8 und 9).

Auf etwas späterem Stadium fängt der einförmige Protoplast an, sich in eine Reihe von kleinen Bezirken mit unregelmäßigem Umrisse zu zerlegen, welche sich perlschnurähnlich aneinander reihen und ein dichtes, dunkelgefärbtes Netz in der Zelle bilden. Taf. VI, Fig. 4 ist von einem derartig zerfallenden Protoplasten abgezeichnet. Im Innern jedes Protoplasmabezirks erblickt man einen dunklen Fleck, vermutlich einen Zellkern, im Protoplasma selbst sind gefärbte Körnchen verteilt. Dieses Stadium entspricht dem, welches in Taf. III, Fig. 8 und Taf. IV, Fig. 5 der Arbeit Kuckuck's über Halicystis und Valonia abgebildet ist. Auf späterem Stadium verwandeln sich diese Plasmabezirke in Schwärmzellen, ob es Zoosporen oder Gameten sind, läßt sich natürlich an meinem Material nicht entscheiden. Taf. VI, Fig. 5 gibt solche Schwärmzellen bei einer 1500fachen Vergrößerung wieder. Sie sind 8—10 μ lang und birnförmig, ihr Vorderende scheint nicht körnig zu sein; der übrige Teil ist ausgesprochen körnig und erlaubt im Innern eine Verdichtung zu sehen, wahrscheinlich den Zellkern. Die Anzahl der Geißeln konnte ich an fixiertem Materiale nicht ermitteln.

Durch ihre Größe kommen die Schwärmzellen den Mikrozoosporen von Halicystis am nächsten, die eine Länge von 7—8,4 μ bei einer Breite von 2—2,4 μ aufweisen; da aber die Schrumpfung erzeugende Wirkung der Fixierung hinzukommt, so könnte man eher an die Makrozoosporen jener Gattung denken, deren Länge zwischen 12,3—14,2 μ und deren Breite zwischen 6,5—7,9 μ schwankt. Die Valonia-Zoosporen, die 16,8—20,4 μ lang sind, erscheinen also erheblich größer als die Schwärmzellen der Dictyosphaeria.

Das eben geschilderte Wechselspiel zwischen Zellkern, Pyrenoid, Chromatophor und Stärkemehl verdient nach den Arbeiten Derschau's

und der von Lewitski aufgeworfenen Frage über die Entstehung der Chromatophoren aus Mitochondrien. Derschau in seiner kurzen Anmerkung von 1904, von den durch Lidforss an Kinoplasmafäden zwischen Zellkern und Chromatophor angestellten Beobachtungen ausgehend, schildert seine eigenen Beobachtungen an Pyrenoiden und Kernen bei Algen. Bei starker Vergrößerung konnte der Verfasser einen ameboiden Fortsatz, der vom Kern zum Pyrenoid ging, gewahr werden; dieser Fortsatz durchsetzte die Stärkesphäre. Die Eisenhämatoxylin-Färbung zeigte keinen Unterschied zwischen Zellkern und Pyrenoid. Der Verfasser meint, beide Körper seien aus gleichem Material aufgebaut; dieses Material wird in den Chromatophor eingeführt, um Stärke entstehen zu lassen. In seiner anderen Arbeit (1910) wendet sich der Autor der Entstehung der Chlorophyllkörner zu. Er weist auf den Zusammenhang von Zellkern und Plastiden hin und widmet seine letzte Arbeit (1911) der genaueren Beschreibung dieses Prozesses. Aus dem Kern entspringen kleine Auswüchse, welche ohne vom Kern abgetrennt zu werden, an ihren Enden ergrünen und von einem Gürtel Stärke umgeben werden, in ihrem Zentralteil chromatinisch bleiben. Taf. XXVI, Fig. 12 illustriert diesen Vorgang, wobei die kleinen Partikel von Kernsubstanz, die durch Hämatoxylin schwarz gefärbt sind und von Stärke umgeben werden, auffallend an meine für Dictyosphaeria gegebenen Zeichnungen erinnern. Es ist augenscheinlich hier dieselbe Erscheinung eingetreten und der Chromatophor entsteht gewiß aus dem Zellkern. Lewitski, in seinen vorzüglichen Schriften, findet den Zusammenhang heraus, zwischen den verschiedenen als Mitochondrien und Chondriosomen bekannten Bildungen; nicht nur fixierte Präparate aus in lebendem Zustande photographierten Zellen, geben ein Beweismaterial. Doch will er keinen Zusammenhang zwischen diesen Bildungen und dem Zellkern sehen und schreibt ihnen protoplasmatischen Ursprung zu. Mir fiel stets der Zusammenhang zwischen Mitochondrien und Zellkernen auf (Taf. VI, Fig. 10, 11, 15). Früher führten mich dahin meine Beobachtungen der Ovogenese bei den Gymnospermen und auch jetzt bin ich geneigt zu glauben, daß unter dem Namen „Mitochondrien“ möglichst verschiedene, was Entstehung und Funktion anbelangt, Bildungen zusammengeworfen werden. Der Zukunft bleibt beibehalten, eine naturgetreue Klassifikation der pflanzlichen Chromidialapparate zu geben. Als Beweis des Zusammenhangs zwischen Kern und Pyrenoid führe ich vier Fälle an, die mir an meinen Präparaten auffielen; nur die Spärlichkeit solcher Fälle hält mich von weiterer Verallgemeinerung ab. Taf. VI, Fig. 10, 11, 15 zeigen drei

Kerne, denen Chromatinsubstanz gleichsam entströmt. Ich verzichte auf die Terminologie Derschau's, doch scheinen diese Fälle die theoretische Forderung der Entstehung der Pyrenoide aus den Zellkernen (ein Gedanke, auf den die Lage des Pyrenoid in der Nachbarschaft des Zellkerns und die Reaktion bringt), zu bekräftigen.

Als die vorliegende Arbeit schon beendigt und druckfertig war, bekam ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Fr. Børgesen seine Abhandlung: „Some Chlorophyceae from the Danish West Indies II", wo der bekannte Algenforscher recht interessante und neue Angaben über Morphologie von Dictyosphaeria-Arten mitteilt. In manchen Beziehungen stimmen unsere Angaben über Bau von Dictyosphaeria überein, in manchen vervollständigen sie einander. Ich veröffentliche meine Beobachtungen, da die Morphologie der Meeressiphoneen noch in manchen Beziehungen unklar bleibt und vieles zur Aufklärung fordert.

Verzeichnis der Valoniaceen-Arten, die im Malayischen Meere von W. Arnoldi gesammelt wurden.

1. Valonia ventricosa J. Ag. Banda.
2. Valonia Forbesii Harvey Aroe: Pulu Karang.
3. Valonia verticillata Kütz Aroe: Pulu Karang.
4. Valonia fastigiata Harv. Arao Mariri — verbreitet.
5. Dictyosphaeria favulosa Decn̄ (S. Ag.) — sehr verbreitet.
6. Dictyosphaeria Versluysi Web. v. Bosse — sehr verbreitet.
7. [Dictyosphaeria intermedia Web. v. Bosse, nach den Angaben von Frau Prof. Web. v. Bosse].

Literaturverzeichnis.

Murray, Phycological Memoirs. 1892—1895.

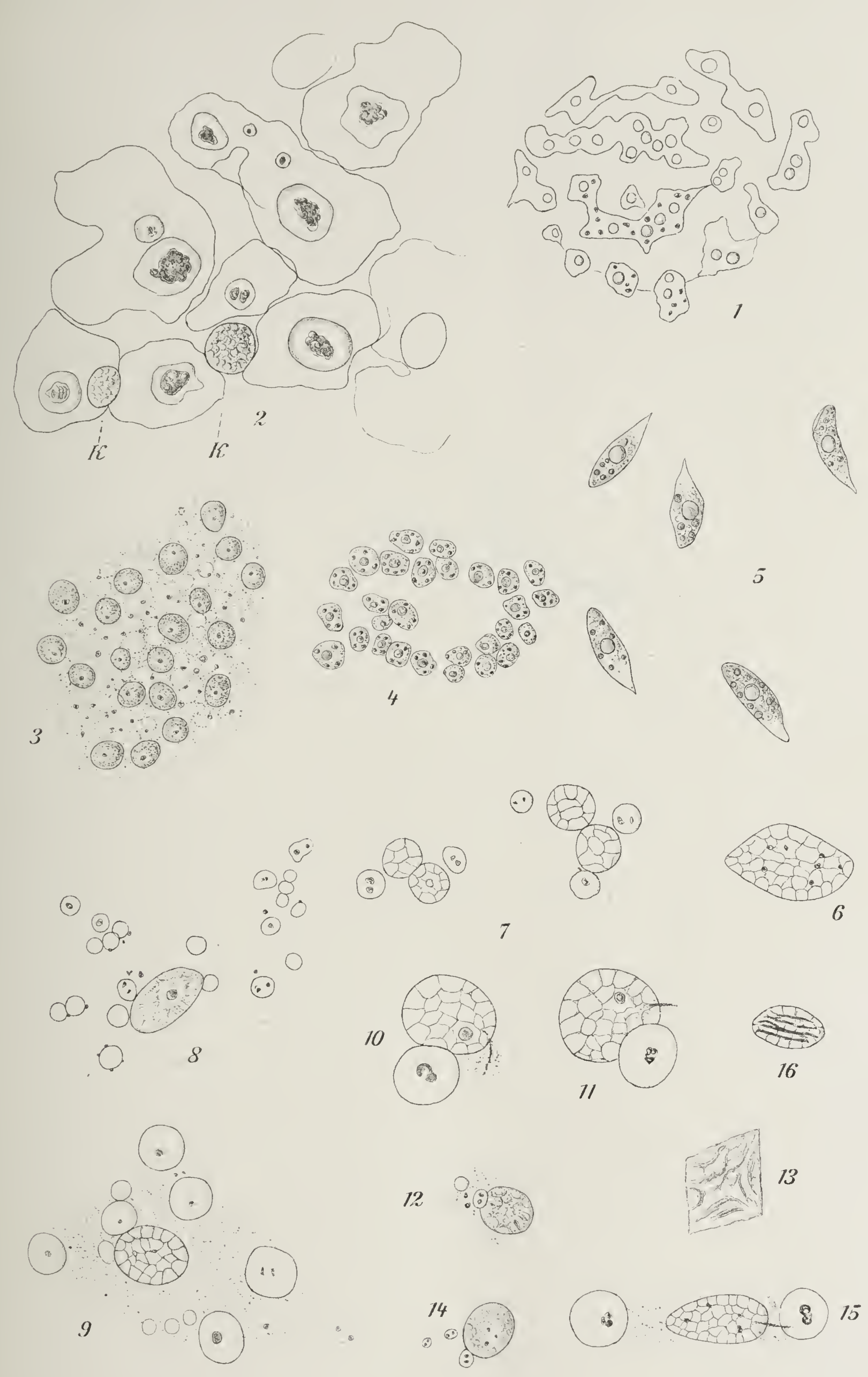
Okamura, Icones of Japanese Algae, Vol. I.

Weber van Bosse, Note sur le genre Dictyosphaeria Decne. La nuova Notarisia. 1905.

Kuckuck, Abhandlungen über Meeresalgen. Über den Bau und Fortpflanzung von Halicystis und Valonia. Bot. Zeitg. 1907.

D. G. Fairchild, Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia Utricularis. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1894.

Kursanow, Über die Teilung der Kerne bei Vaucheria. Biolog. Zeitschr., Bd. II. Moskau 1911.



W Arnoldi gez.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Wille, Algen, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Engler.
v. Derschau, Zur Frage eines Macronukleus der Pflanzenzelle. Archiv zur Zellforschung 1910.
Levitsky, Über die Chondriosomen in Pflanzenzellen. Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1910, 1911.
Arnoldi u. Boenicke, Sur l'appareil chromidial chez quelques plantes Gymnospermes et Angiospermes. Saertryk af Biologiske Arbeider. Eug. Warming. 1911.

Figurenerklärung zu Tafel VI.

Fig. 1. Dictyosphaeria Versluysii. Chromatophoren mit Pyrenoiden und Stromastärke. Vergr. 500.

Fig. 2. Idem. Die großen Chromatophoren mit mehreren Pyrenoiden; zwei Kerne liegen bei. Vergr. 1500. Die Pyrenoidenzentren sind nach Haidenhain's Verfahren gefärbt. Die Stärkehülle bleibt ungefärbt.

Fig. 3. Vorbereitung zur Zoosporenbildung. Die Chromatophoren werden undeutlich, die Zellkerne treten sehr zutage, es werden Kernkörperchen bemerklich.

Fig. 4 u. 5. Weitere Stadien der Zoosporenbildung und fertige Zoosporen. Vergr. 1500.

Fig. 6. Ein Zellkern. Sehr stark vergrößert, 2250. Man sieht den Wabenbau.

Fig. 7—9, 12, 14. Die Zellkerne in ihrer Beziehung zu den Pyrenoiden. Das Auftreten der Pyrenoiden im Protoplasma außerhalb der Chromatophoren.

Fig. 10, 11, 15. Die Zellkerne, die den Pyrenoidenzentren Ursprung geben. Vergr. 2250.

Fig. 13. Ein Teilungsstadium des Zellkernes. Vergr. 2250.

Fig. 16. Ein Zellkern, die bandförmige Verteilung des Chromatin zeigend. Vergr. 1500.

Die Anisophyllie bei Sempervivum.

Von J. Doposcheg-Uhlár.

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

Die Anisophyllie in der Gattung Sempervivum kennzeichnet sich dadurch, daß bei Rosetten, deren Achsen gegen den Horizont geneigt sind, die Blätter der Rückseite (physiologischen Oberseite) bis nahezu doppelt so lang werden können, als die in gleicher Höhe entspringenden Blätter der Vorderseite. Während ferner bei isophyllen Pflanzen die Blätter durch hyponastisches Wachstum eine leichte Krümmung aufweisen, sind die rückwärtigen längeren Blätter der anisophyllen Rosetten gerade aufgestellt, zeigen keine Krümmung; die vorderen kürzeren Blätter aber sind abnorm nach einwärts gebogen, so daß sie im extremsten Falle sich ganz an die Knospe anschließen.



Fig. 1. Sempervivum Schottii. Stark anisophylle Ausbildung. Die Pflanze war rechts und links von anderen Rosetten eingeengt, hat daher geschlossenen Habitus. ($^3/_4$ nat. Gr.)

Durch letzteren Umstand erscheinen diese Blätter noch kleiner, als sie tatsächlich sind, und der Eindruck der Anisophyllie wird viel ausgeprägter.

Die Blätter der rechten und linken Flanke nehmen nach rückwärts an Größe zu, nach vorne werden sie kleiner. Durch die eben beschriebene Blattausbildung erhält die sonst radiäre Rosette einen stark dorsiventralen Habitus (Fig. 1, 2).

Diese mir noch nicht bekannte Erscheinung trat mir erstmals entgegen bei einer Mitte Juli 1910 unternommenen Exkursion in das Val di Genova — Ada-

mellogruppe—Südtirol, an starken Pflanzen von Sempervivum arachnoideum.

Da ich in den alpinen Anlagen des Münchener botanischen Gartens zur selben Zeit die Anisophyllie bei mehreren Sempervivum-Arten konstatieren konnte, anderseits jedoch in der Literatur über diese Erscheinung erst in jüngster Zeit berichtet worden war, ohne daß hierdurch eine gewisse Klärung des Problems geschaffen wurde, beschloß ich, mich mit dem Studium desselben zu beschäftigen.

Dessen bisherige Resultate sind in Folgendem niedergelegt.



Fig. 2. Sempervivum Schottii [1]). Wuchs auf einer Weinbergmauer bei Krems in Niederösterreich. Geöffneter Habitus. Die in den Blattachseln entstehenden Tochterrosetten werden auf langen Ausläufern hervorgestreckt. ($^2/_3$ nat. Gr.)

I. Literatur.

Die älteste Angabe über die vorliegende Tatsache fand ich bei Schroeter (1908 pag. 594): „Oft ist die Rosette bei einseitiger Anlehnung an Felsen schief entwickelt mit gestreckten hinteren Blättern.“

Figdor (1909 pag. 63) geht zuerst auf das Problem näher ein. „Man kann oftmals, wenn die Pflanzen auf einer schiefen Ebene wachsen (ungefähr unter einem Winkel von 45° dem Horizonte gegenüber), bemerken, daß an der Hauptachse selbst die Blätter der morphologischen (dürfte wohl heißen „physiologischen“) Oberseite etwas länger sind als die der morphologischen Unterseite.“

1) Diese Pflanze verdanke ich Herrn Dr. Hans Burgeff.

„Die Anisophyllie erscheint demnach in umgekehrter Weise als gewöhnlich ausgeprägt.“ Das angeführte Beispiel für die Längendifferenzen 2,5 : 3,4 cm zeigt, daß eine nicht sehr stark anisophylle Rosette vorgelegen war.

Die Krümmungsunterschiede zwischen „Vorne“ und „Rückwärts“ werden konstatiert. „Die rechts und links von der Mediane gelegenen Blätter sind oft sichelförmig nach oben gekrümmt und Hand in Hand mit dieser Erscheinung sind die Blatthälften oft etwas asymmetrisch ausgebildet.“

Heinricher (1910, pag. 658) hatte sich — seit 1905 unabhängig von Figdor — mit der Anisophyllie der Semperviven beschäftigt. Er beobachtete dieselbe bei S. tectorum, S. montanum und S. arachnoideum. — Sie ist von den bei anderen Pflanzen vorkommenden Fällen darin abweichend, daß bei Sempervivum die nach oben stehenden Blätter in den Dimensionen bedeutend gefördert sind, die nach unten stehenden ihnen diesbezüglich weit zurückstehen. „Die Beobachtung, daß auf horizontaler Fläche stehende Rosetten, insbesondere, wenn kein Gestein ansteht, nie Anisophyllie zeigen und die Tatsache, daß nahezu stets die zenitwärts gekehrten Blätter die größeren sind, ließ die Annahme zu, daß wahrscheinlich der Geotropismus enger mit der Anisophyllie verknüpft sein möge.“

„Die daraufhin angestellten Versuche aber sprechen entschieden dagegen, und dafür, daß der Schwerkraft — wenn überhaupt irgend ein Einfluß, jedenfalls nur ein geringer und sekundärer zuzuschreiben sei.“

„Der eine der Versuche wurde unter Ausschluß des Lichtes bei alleiniger Wirksamkeit der Schwerkraft durchgeführt. Es wurden am 9. November 1905 einige Rosetten von Sempervivum tectorum an senkrecht hängenden Brettern, an der Rückwand des Gewächshauses (Warmhaus) in geeigneter Weise befestigt, die einen mit einem Holzkasten lichtdicht zugedeckt, die anderen ohne solche Deckung belassen. In den Rosetten der Dunkelkultur trat keine Spur von Anisophyllie auf, wohl aber etiolierten einige und wuchsen zu den bekannten Sprossen mit gestreckten Internodien aus. An der dem Lichte ausgesetzten Paralellkultur zeigte eine Rosette eine deutliche Vergrößerung der an einer Seite stehenden Blätter (4. April 1906) und zwar schien es die in der Beleuchtung begünstigte Seite zu sein. Doch waren es nicht die nach oben stehenden Blätter, sondern die der linken Flanke, die merkbar größer erschienen.“

Der zweite Versuch, die Wirkung des Lichtes zu studieren, bestand darin, daß im Innsbrucker Versuchsgarten auf einer Felsengruppe an

den vier nach S, W, N, O orientierten geneigten Flanken derselben isophylle Rosetten von S. tectorum, Funkii und arachnoideum angepflanzt wurden (17. Okt. 1905).

Im Jahre 1909 trat die Anisophyllie in prägnanter Weise an S. tectorum auf. Doch nur die Pflanzen der Westseite zeigten Anisophyllie, die der Ost-, Nord- und Südseite waren isophyll.

„Der Umstand, daß hier (Südseite) eine Populus tremula mit dichter Krone Schatten warf und eine direkte Bestrahlung auf ein Minimum, wenn nicht vollends, einengte, erklärt das Verhalten der Pflanzen und bestätigt nur den Einfluß der Beleuchtung." — Indessen sei das Licht nur indirekt wirksam, der wesentlich wirkende Faktor sei die Wärme.

„Durch die intensive Besonnung werden die anstehenden Felswände stark erwärmt und dies führt zu einer Wachstumsförderung der oberseits stehenden Blätter. Die unterseitigen stehen dem kühlen und feuchten Erdreich an oder sind eingezwängt zwischen benachbarten Rosetten und der Strahlung der erwärmten Felsen viel weniger ausgesetzt." — Wenn auch vom Lichte abhängig, sei die Anisophillie nicht eine Photo-, sondern Thermomorphose. „Bei der durch die Wärme ausgelösten, starken Wachstumsförderung mag dann noch der Geotropismus wirksam werden und an der Steilstellung der vergrößerten Blätter Anteil haben."

II. Beobachtungen in der Natur.

Bereits Ende Juli 1910 angestellte orientierende Versuche gaben keine positiven Resultate, da sie einerseits während des Monats August nicht kontrolliert werden konnten, andererseits der Versuchsbeginn wohl zu spät angesetzt war. — Ich konnte noch Ende Oktober dieses Jahres bemerken, daß im botanischen Garten fast nur isophylle Pflanzen vorhanden waren; Anisophyllie war bei wenigen Rosetten und in geringem Maße ausgeprägt.

Im folgenden Jahre (1911) begab ich mich Ende März nach Gries bei Bozen, da ich von früher wußte, daß auf den Südhängen des Guntschnaer Berges oberhalb der Grieser Kurpromenade Semperviven in Gemeinschaft mit Opuntia vulgaris sehr zahlreich anzutreffen sind. Ich wollte einerseits die Pflanzen hinsichtlich ihrer anisophyllen Entwicklung möglichst zu Beginn der großen Wachstumsperiode in der Natur studieren, andererseits mir frisches, durch längere Gartenkultur unbeeinflußtes Material für die neu anzustellenden Versuche verschaffen.

Zu meiner großen Überraschung fand ich zu diesem Zeitpunkte eine reichliche Anzahl Rosetten von Sempervivum Schottii Baker[1]), S. arachnoideum L. und Bastarden derselben in lebhaftem Wachstum und stark anisophyller Form vor, und ich hatte schon damals den Eindruck (der bei späteren Besuchen auch bestätigt wurde), daß in dieser Gegend die anisophylle Rosettenform weit häufiger vorkomme als die isophylle.

Das frühzeitige Wachstum erklärt sich wohl einerseits aus dem Umstande, daß im Winter auf diesem Berghange eine Schneedecke selten oder nur von ganz kurzer Dauer ist, daß andererseits bei der sonnigen, warmen Lage das Wachstum nach überstandener Ruheperiode schon sehr früh im Jahre einsetzen kann.

Wenn ich auch bezüglich des Anfangsstadiums der anisophyllen Ausbildung keine Feststellung machen konnte, so fiel mir doch auch schon damals auf, daß sehr viele, stark anisophylle Pflanzen dem Gesteine nicht anstanden, daß sie auch auf geneigten Rasen und in ebensolchen Moospolstern wuchsen, daß ferner in ein und demselben Horste dichtgedrängter Rosetten einzelne isophyll, andere wieder anisophyll waren, je nach der Neigung, welche ihre Achse mit dem Horizonte einschloß.

Die Ansicht Heinricher's (1910), daß die Anisophyllie zum großen Teile auf der stärkeren Erwärmung der Rückseite der Pflanzen seitens des dahinter anstehenden Gesteins beruhe, konnte ich nicht bestätigt finden.

Bei einem Besuche desselben Standortes Anfang März des folgenden Jahres (1912) konnte ich hinsichtlich des Anfangsstadiums günstigere Beobachtungen machen. — Ich fand größtenteils nur isophylle Rosetten vor. — Die Tatsache der Labilität der Anisophyllie, die im botanischen Garten Ende Herbst des vergangenen Jahres konstatiert wurde, konnte also auch in der Natur bestätigt werden.

Einzelne geschlossene Rosetten zeigten eine schwach isophylle Ausbildung. (Im allgemeinen waren die jüngeren Rosetten noch geschlossen, die älteren mehr oder weniger geöffnet.) Ob diese während der kälteren Wintermonate gleichfalls ganz geschlossen sind, konnte ich nicht in Erfahrung bringen. Im übrigen sind viele Rosetten durch

1) S. Schottii Baker wird normal als S. tectorum L. bezeichnet. — Nach Wettstein, der die Semperviven in Dalla Torre und Graf v. Sarnthein, „Flora von Tirol“ 1909, Bd. VI, II. Teil bearbeitete, kommt letztere Bezeichnung nur der Form mit Samenanlagen tragenden Antheren und charakteristisch geformten Blättern zu. Sie wurde in Tirol noch nicht beobachtet.

gegenseitigen Druck zu einem Zusammenschließen der Blätter gezwungen.

Wohl aber konnte ich an mehreren Stellen beobachten, wie sich bei geneigten und geschlossenen isophyllen Pflanzen die rückwärtigen Blätter zuerst aufstellen. - Insbesondere war an zwei Orten bei Sempervivum arachnoideum ganz charakteristisch zu sehen, wie die sich loslösenden rückwärtigen Blätter von der durch Drüsenhaare ganz verfilzten Rosettenmitte mit ihren Spitzen die Fadenbündel wegziehen, während die vorderen Blätter noch fest angeschlossen sind und kein Wegziehen der Faden erkennen lassen. Eine dieser Gruppen war in einem Moosrasen eingebettet, wie dies auch aus Fig. 3 zu ersehen ist.

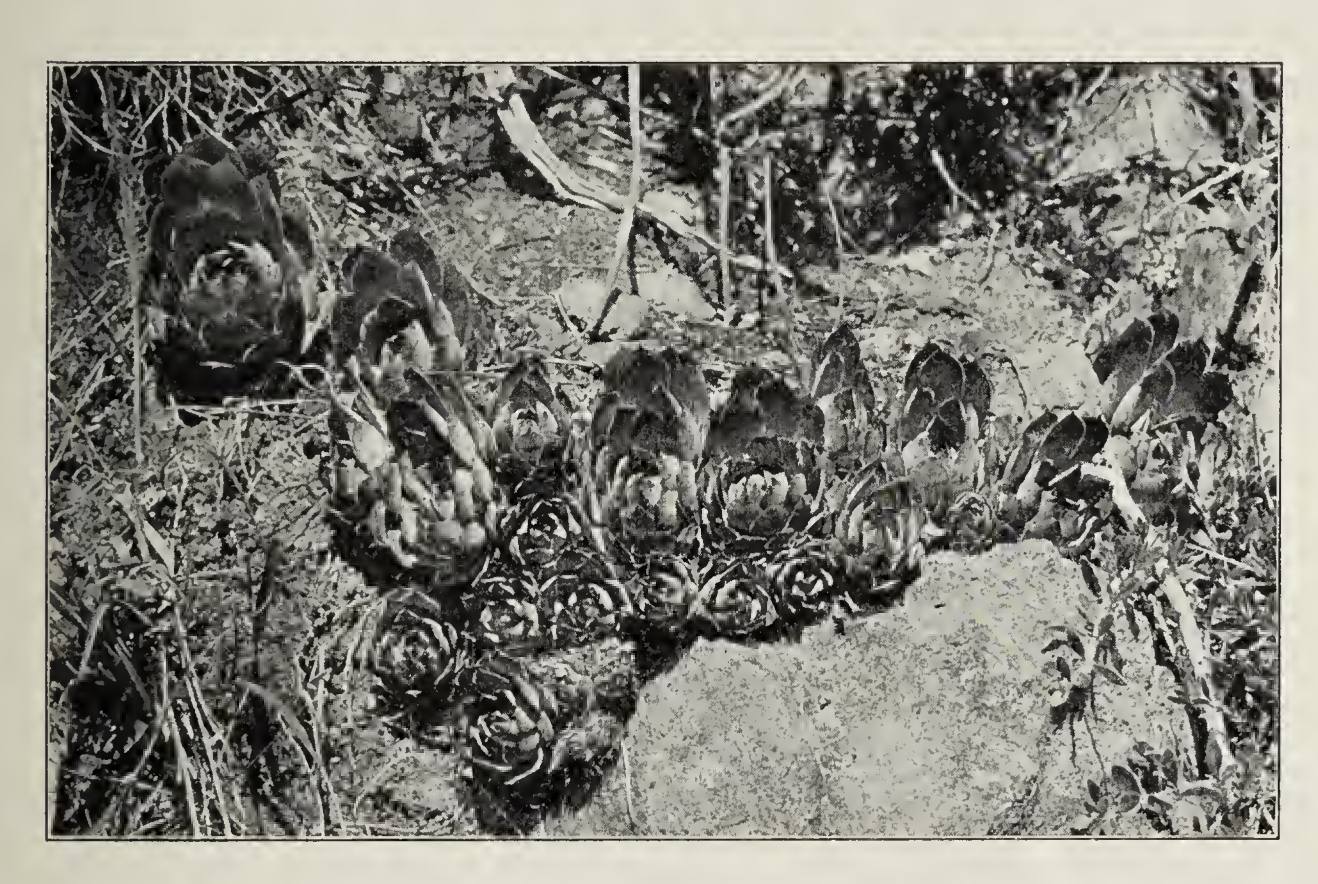


Fig. 3. Sempervivum Schottii. Horst anisophyller Pflanzen vom Guntschnaer Berg bei Bozen. ($^1/_4$ nat. Gr.)

Dieses Anfangsstadium wurde auch an zwei Stellen bei S. Schottii photographiert und bei einem Besuche Mitte April — $1^1/_2$ Monate später — nochmals photographisch aufgenommen. Der Fortschritt im Wachstum der rückwärtigen Blätter kann aus der letzteren Aufnahme sehr deutlich ersehen werden.

Bei dem ersten Besuche dieses Jahres konnte auch noch erkannt werden, daß die aufgestellten, noch keine deutlich erkennbaren Längenunterschiede aufweisenden Blätter in diesem Stadium bezüglich des Lichtgenusses bedeutend im Vorteile sind gegenüber den vorderen, noch angeschlossenen Blättern. Sie erhalten zerstreutes Licht (und nur dieses kommt ja für das Gesamtwachstum in Betracht, Wiesner 1907,

pag. 35) auf beiden Blattseiten und zwar bis hinunter an die besonders wachstumsfähige Blattbasis, während die Vorderblätter entweder nur auf der einen Außenseite, oder bei mäßiger Öffnung auch auf der Innenseite Licht bekommen, wobei dann aber die Außenseite durch Anschmiegen an den Boden wieder relativ weniger Licht (großenteils nur Unterlicht) zugemessen erhält.

Ich beobachtete des Weiteren, daß auch bei bereits stark anisophyllen Pflanzen, die jungen, der Knospe noch ganz anliegenden Blätter alle gleichmäßig lang sind, daß also die Anisophyllie am Vegetationspunkte noch nicht induziert ist. Die Verlängerung der Blätter tritt erst nach dem Loslösen von der Knospe ein. Diese Tatsache kann man auch daraus ersehen, daß man im Frühjahre des öfteren Pflanzen findet, welche noch sämtliche Blätter der vergangenen Vegetationsperiode in verwelktem Zustande an sich tragen, die deutlich das Zu- und Abnehmen der Länge erkennen lassen.

Als Beispiel seien die Blattlängen (Zentimeter) einer stark anisophyllen Rosette von S. Schottii angeführt, wobei natürlich die Grenzen zwischen den einzelnen Seiten nur dem Gefühle nach gezogen sind.

1. Vorderseite: 4,1 **4,4** 3,9 3,9 3,4 3,3.
2. Rückseite: 3,9 4,2 4,9 5,5 6,0 6,0 6,6 7,0 7,4 **7,7** 7,0 5,5 4,9 5,0.
3. Rechte Seite: 3,7 4,1 **4,6** 4,0 4,2 4,1.
4. Linke Seite: 3,6 3,9 **5,5** 4,8 4,5 3,8.

Die Aufzählung der Blätter erfolgte von innen nach außen; die ersten sind die jüngsten und haben sich eben erst von der Knospe gelöst.

Die große Anzahl der Blätter der Rückseite gegenüber der geringen Zahl auf der Vorderseite ist auffallend.

Ein anderes Beispiel möge die Blattlänge an der Mittellinie, ebenfalls von innen nach außen, zeigen:

Vorderseite	Rückseite
2,2	2,3
3,0	3,8
3,5	**6,3**
3,5	5,6
2,8	4,7

III. Beobachtungen im Garten.

Die alpinen Anlagen des Münchener botanischen Gartens werden vor Eintritt des Winters mit Fichtenzweigen dicht überdeckt, um die

Pflanzen vor Frost zu schützen. — Diese Schutzdecke bleibt oft bis Anfang April liegen, da gerade die Frühjahrsfröste das bereits durch warme Sonnentage angeregte Wachstum sehr gefährden. — Unter diesen Bedingungen (Wärme, Feuchtigkeit, Lichtmangel) etiolieren die Sempervivumpflanzen. Nach Wegnahme der Reisigdecke findet man die Rosetten mit vorstehender Mittelknospe ganz offen, die erwachsenen Blätter durch epinastisches Wachstum nach abwärts gekrümmt und dem Boden angeschlossen, wie dies ja für die Semperviven charakteristisch ist (Abbildung bei Pringsheim 1912, pag. 114).

Anisophylle Pflanzen konnte ich zu diesem Zeitpunkte in keinem der beiden Beobachtungsjahre finden; auch Pflanzen, welche im Spätherbst noch schwach anisophyll waren und als solche gekennzeichnet wurden, waren isophyll. — Nun erst begann das normale Wachstum, indem die neuen Blätter hyponastisch ihre aufstrebende Lage einnahmen.

Ausgeprägte Anisophyllie wurde bei folgenden Arten beobachtet: Sempervivum tectorum L., Schottii Baker, arachnoideum L., Funkii F. Braun, calcareum Jord., globiferum L.

Doch waren die Differenzen zwischen den Blättern der Vorder- und Rückseite nicht so extrem, wie bei den aus Südtirol stammenden Pflanzen.

Nur bei einer Gruppe nicht bezeichneter Semperviven, welche im Alpinum des kleinen Gartens in einer unter ca. 70° geneigten Felsspalte wuchsen, konstatierte ich eine Blattdifferenz von 1,8:3,2.

Da dieselben nicht zur Blüte kamen, konnte die Art nicht bestimmt werden. Die Blätter sind mittelgroß, braungrün und tragen an ihren Spitzen Büschel mit Spinnhaaren, welche jedoch nicht untereinander verwoben sind. Diese Pflanzen gaben auch ein gut reagierendes Versuchsmaterial ab.

IV. Versuche.

Figdor (1909, pag. 28) sagt hinsichtlich der Versuche auf dem Gebiete der Anisophyllie folgendes:

„Beim Studium der Anisophyllie mit Hilfe des Experiments wird es sich stets darum handeln, entweder an anisophyllen Sprossen die Ungleichblätterigkeit zu beheben, d. h. die ungleich großen Blätter gleich groß zu machen, oder den umgekehrten Weg einzuschlagen: an isophyllen Sprossen den gleich großen Assimilationsorganen eine ungleiche Größe aufzuzwingen.“

Wie weit diese Forderungen erfüllt werden konnten und inwiefern hierdurch das Problem geklärt wurde, soll in folgendem geschildert werden.

Die Versuche wurden zum größten Teile in einem Kastenbeete angestellt, welches von allen Seiten ungehinderten Lichtzutritt hatte, und zwar sowohl mit Pflanzen des Gartens als auch mit Material aus Südtirol, das im allgemeinen besser reagierte.

Ich verzichte darauf, die Versuchsprotokolle im Detail wiederzugeben. Jeder Versuch wurde mit wenigstens vier Pflanzen gleichzeitig angestellt, manche wurden zur Überprüfung wiederholt. Auch sind sie, günstige Lichtverhältnisse vorausgesetzt, sehr leicht nachzumachen.

A. Umwandlung anisophyller Rossetten in isophylle.

Pflanzt man eine geneigt gewachsene, anisophylle Rosette dermaßen in einen Topf oder frei ins Beet, daß die Rosettenachse senkrecht zu stehen und hierbei die anisophylle Seite mehr oder weniger horizontal zu liegen kommt, so ergibt sich folgende Reaktion: Die gestreckten, längeren Blätter der früheren Rückseite krümmen sich nach aufwärts, wobei sich die Epidermis der Oberseite mit darunter liegenden Gewebeschichten in Falten legt.

Die angeschlossenen Blätter der früheren Vorderseite senken sich nach abwärts und versuchen die sonst normal abstehende Blattstellung anzunehmen.

Doch dauert der so erreichte Zustand nicht sehr lange, da die in dieser Weise abnorm beanspruchten älteren Blätter bald welken, sich dem Boden anlegen und zugrunde gehen. Alle sich nunmehr neu entfaltenden Blätter bleiben gleich lang — die Rosette ist isophyll geworden und zeigt während ihres weiteren Wachstums keine Tendenz zur Anisophyllie.

Dieser Versuch, der in beiden Jahren mit verschiedenen Arten ausgeführt wurde, ergab immer dasselbe Resultat. Der Anstoß zur Umwandlung lag also nur darin, daß die Rosettenachse aus der gegen den Horizont geneigten Lage in die Vertikale gebracht worden war. Daß hierdurch nicht nur die geotropischen Richtkräfte in anderer Weise auf die Organe der Pflanzen einwirkten als vorher, sondern auch der Lichtgenuß der Blätter ein anderer wurde, ist zweifellos. Inwiefern aber diese beiden Faktoren an der Umwandlung der Rosette teilnahmen, ließ sich aus dem Versuche nicht erkennen.

B. Umwandlung der isophyllen Rosette in eine anisophylle.

Zu diesem Zwecke wurden (18. April 1911) isophylle Pflanzen von S. tectorum, Schottii, arachnoideum, globiferum und calcareum

teils einzeln in Töpfe gepflanzt und mit einer Neigung von ca. 60° gegen Süd in das Beet gesetzt, teils wurden sie zwischen zwei mit Erde aufgefüllten Ziegelsteinen horizontal gelegt, so daß ihre Achsen ca. 90° Neigung gegen die Vertikale hatten.

Nach 4 Wochen waren bei allen Pflanzen die rückwärtigen Blätter aufgestellt und gerade, während die vorderen sich gegen die Mitte zu gekrümmt hatten.

Dieser Zustand blieb geraume Zeit erhalten, das Wachstum der Blätter schien gehemmt zu sein.

Das Übersetzen der Pflanzen und das schlechte Wetter im Monat Mai dürfte hierfür die Ursache gewesen sein.

Erst anfangs Juli, nach den sonnigen Juniwochen, trat besonders bei S. calcareum in deutlich erkennbarer Weise eine Verlängerung der rückwärtigen Blätter ein und Ende Juli war bei den meisten Pflanzen eine Bevorzugung in den Dimensionen der Rückblätter gegenüber der Vorderblätter vorhanden.

Doch war die Differenz keine große, das Verhältnis schwankte zwischen 1:1,3 und 1,5.

In viel schönerem Maße zeigte sich an denselben Versuchsobjekten, nachdem sie über Winter an Ort und Stelle belassen worden waren, die anisophylle Reaktion im heurigen Jahre. Nach Entfernung der Schutzdecken Ende März waren sämtliche Pflanzen (Stammpflanzen als auch die zahlreichen Tochterrosetten) isophyll. Ende Mai war nach einem sehr günstigen Frühlingswetter die Anisophyllie der geneigten Stammpflanzen und auch der Tochterrosetten, insofern sie nicht durch Druck eine vertikale Lage erhalten hatten, schon sehr schön ausgeprägt, und Mitte Juni konnten bei mehreren Pflanzen Differenzen von 1:1,7 konstatiert werden.

Am selben Standorte aufgestellte isophylle Kontrollpflanzen ohne Neigung zum Horizont waren in beiden Jahren isophyll geblieben.

Auch in diesem Versuche war die Umwandlung nur durch die Veränderung der Lage der Pflanzen zum Horizont hervorgerufen worden.

C. Umkehrung der Anisophyllie.

Stark anisophylle Pflanzen von S. tectorum, Schottii und calcareum wurden vertikal in Töpfe gepflanzt und unter einer Neigung von ca. 60° mit Front nach Süd aufgestellt, nachdem sie zuvor noch um 180° um ihre Längsachse gedreht worden waren, so daß die früher nach oben weisende anisophylle Rückseite nun mehr nach unten und vorne, die vordere kürzere nach rückwärts zu liegen kam.

Die physiologische Oberseite wurde zur Unterseite und umgekehrt.

Auf diese Umlagerung reagierten die Pflanzen in folgender Weise: Die langen, nach unten weisenden Blätter der physiologischen Unterseite krümmten sich lebhaft nach aufwärts gegen die Rosettenmitte zu, wobei der Bogen, den einzelne Blattspitzen beschrieben, bis zu 120° betrug, während er bei derselben Bewegung in Versuch A nur ca. 80 ausmachte (Fig. 4).

Diese starke Krümmung bedingte auch eine überaus reiche Fältelung der Epidermis auf der Oberseite der Blätter.

In derselben Zeit begannen sich auch die kurzen Blätter der nunmehrigen physiologischen Oberseite aufzustellen, ähnlich wie im Versuche B, mit der Abweichung, daß auch hier die Blattspitzen einen größeren Weg zurückzulegen hatten, da die Blätter an die Rosettenmitte angeschlossen waren, während sie im Versuche B in normaler Weise abstanden.



Fig. 4. Sempervivum arachnoideum vom Guntschnaer Berg bei Bozen. Man sieht, wie sich an den geneigten geschlossenen Rosetten die rückwärtigen Blätter zuerst loslösen und die Spinnfäden nach sich ziehen. (Nat. Gr.)

Diese stark beanspruchten älteren Blätter gingen wieder bald zugrunde. Es kam nun eine Periode, in der die Rosetten einen ziemlich isophyllen Eindruck machten, wobei aber die rückwärtigen Blätter aufgestellt und gerade, die vorderen leicht gekrümmt waren.

Allmählich setzte sich sodann das Wachstum in der in Versuch B geschilderten Weise fort, indem die Blätter der Rückseite länger wurden als die der Vorderseite, so daß wieder anisophylle, aber um 180° gedrehte Rosetten vorhanden waren.

Dieser Versuch gelang vergangenes Jahr (Anfang Mai bis Ende Juli) mit je sechs Pflanzen von S. calcareum und S. globiferum (S. Schottii reagierte schlecht) und wurde heuer mit vier stark anisophyllen Pftanzen von S. Schottii aus Südtirol mit demselben positiven Resultate wie bei den erstgenannten Semperviven wiederholt (Mai bis Mitte Juli).

Einen ähnlichen Umkehrungsversuch hat Kolderup-Rosenvinge (1889, zitiert nach Goebel 1898, pag. 220) bei horizontal umgekehrten Sprossen von Centradenia floribunda ausgeführt. Doch sagt hierzu

Goebel: „Die Umkehrung beweist noch nicht, daß die Schwerkraft der ausschlaggebende Faktor bei der Anisophyllie sei, da das Licht den Sproß ja gleichfalls in horizontaler Lage anders beeinflussen kann als in vertikaler."

Boshart (1911, pag. 106) konnte das Resultat dieses Umkehrungsversuches übrigens nicht bestätigen. Daselbst auch Literatur für ähnliche Versuche.

Das in den letzten Versuchen wiederholt geschilderte charakteristische Aufstellen und Geradestrecken der Blätter der physiologischen Oberseite und das hyponastische Aufbiegen der Blätter der Unterseite kann man auch an den Endrosetten der plagiotropen Zweige von Sempervivum arboreum[1]) sehr schön sehen. Doch scheint eine Vergrößerung der Blätter nicht einzutreten.



Fig. 5. Sempervivum Schottii. Die stark anisophylle Pflanze war um 180° gedreht und geneigt nach Süd aufgestellt worden. Die Blätter der anisophyllen Seite krümmen sich nach aufwärts, die der Gegenseite stellen sich auf. (1/2 nat. Gr.)

Auch an geneigten Pflanzen von Agave americana konnte ich wiederholt dieselbe Beobachtung machen.

D. Erzeugung einer anisophyllen Rosette nach Beseitigung sämtlicher Blätter.

Um das Entstehen der Anisophyllie aus einer ganz jungen Knospe heraus zu beobachten, wurden (18. März 1912) an sieben isophyllen, aus dem vorigen Jahre eingetopften Rosetten von S. calcareum durch einen horizontalen Schnitt sämtliche Blätter entfernt, so daß am Stamme eine glatte Schnittfläche vorhanden war.

Fünf der so behandelten Pflanzen wurden nach Süd geneigt aufgestellt, zwei derselben dienten in vertikaler Lage als Kontrolle. Sie waren bis Ende April im Gewächshause, hernach im Freien.

Es zeigte sich bald, daß bei drei Pflanzen dieser Versuchsreihe (zwei geneigten und einer Kontrollpflanze) der Schnitt zu tief ge-

---

1) Herr Albin Berger, Direktor des botanischen Gartens in La Mortola, hatte die Liebenswürdigkeit, mir durch Vermittlung des Herrn Dr. Burgeff, der daselbst die obige Beobachtung machte, eine Anzahl derartiger Rosetten zu senden, wofür ich den beiden Herren auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

gangen und hierbei der Sproßvegetationspunkt entfernt worden war. Dies erkannte man daran, daß auf der Schnittfläche und tiefer am Stamme aus den Achseln der alten abgefallenen Blätter zahlreiche Adventivrosetten entstanden, so daß diese Pflanzen aus der Versuchsreihe ausgeschaltet werden mußten.

Bei den anderen vier Rosetten waren die Stammvegetationspunkte intakt geblieben und es entstanden aus ihnen neue Rosetten, wobei auch die Basen der abgeschnittenen Blätter zu neuen Blättern sich entwickelten. Sie waren daran kenntlich, daß sie an Stelle der Blatt-



Fig. 6.



Fig. 7.

Fig. 6. Sempervivum calcareum. Neubildung einer Rosette, nachdem sämtliche Blätter durch einen horizontalen Schnitt entfernt worden waren. An den äußeren Blättern fehlen die Spitzen. (Nat. Gr.)

Fig. 7. Sempervivum calcareum. Dieselbe Pflanze wie in Fig. 6, ist in geneigter Lage zu einer stark anisophyllen Pflanze herangewachsen. Rechts und links unten sind noch spitzenlose Blätter zu bemerken. (Nat. Gr.)

spitze die Schnittnarbe aufwiesen, die rechts und links vom jungen Gewebe halbkreisförmig umfaßt wurde (Fig. 6).

Die geneigten Pflanzen wuchsen sehr schön zu anisophyllen Rosetten heran (2,2 : 4,2), ohne daß hierbei für die Beobachtung und Analyse ein neues Moment sich ergeben hätte (Fig. 7). Die vertikale Kontrollpflanze war isophyll geworden.

E. Versuche, die Wirkung des Lichtes von der der Schwerkraft zu trennen.

Aus den Resultaten der bisherigen Versuche erhellt, daß für das anisophylle Wachstum der geneigten Rosette nur die Schwerkraft und das Licht als die ursächlichen Faktoren anzusehen sind, da die sonstigen Kulturbedingungen unverändert geblieben waren.

Der negative Geotropismus, der wegen der Kürze der Sproßachse diese nicht aufrichten kann, würde bewirken, daß sich die Blätter, sowohl vorne als rückwärts, aufstellen. In dieser neuen Lage hätten sodann die rückwärtigen Blätter einen größeren Lichtgenuß als die vorderen, welcher Umstand zur Vergrößerung der ersteren führen würde.

Doch könnte man auch der Ansicht Raum geben, daß das Licht an der Aufstellung der Blätter ebenfalls teilnehme, um sie in die neue „fixe Lichtlage" zu bringen. Um diesbezüglich zu entscheiden mußte versucht werden, die beiden Faktoren Geotropismus und Licht voneinander zu trennen.

1. Hinsichtlich der Komponente Licht hatte schon Heinricher (1910, pag. 659) gefunden, daß es nicht möglich ist, dieselbe auszuschalten, da diese leichtempfindlichen Pflanzen ihre Blattrosetten im Dunkeln auflösen. Gleichwohl wurde, um das Verhalten der Rosetten zu studieren, ein diesbezüglicher Versuch unternommen.

Es wurden (1. April 1912) auf einer unteren Etage eines Warmhauses fünf eingetopfte Pflanzen von S. calcareum vertikal und ebenso viele geneigt gegen die Gewächshausmitte aufgestellt und mit einem dünnen schwarzen Vorhang, der von der oberen Etage auf die untere herunterfiel, umschlossen. Diese Verdunkelungsform wurde gewählt, um die übermäßig hohe Feuchtigkeit, die bei der Kultur in Pappzylindern oder in kleinen dunklen Kästen herrscht und das Etiolement begünstigt (Wiesner 1893, pag. 326 und Brenner 1900, pag. 408), nach Möglichkeit einzuschränken.

Innerhalb der nächsten 3 Wochen krümmten sich in beiden Versuchsreihen die alten Blätter epinastisch zu Boden, die neu sich entwickelnden wurden schmäler, hatten kein Chlorophyll und legten sich ebenfalls um. Längenunterschiede konnten nicht beobachtet werden. Erst Ende April zeigte sich bei einer geneigten Rosette, welche in der vorderen rechten Ecke des dunklen Raumes stand, eine deutliche Verlängerung der unteren Blätter (Fig. 5). Die Maße der letzteren waren von links nach rechts 3,6 2,6 3 gegen 2,3 2,1 2,2 der rückwärtigen Blätter.

Der Anstoß zu dieser auffälligen Verlängerung wurde darin gefunden, daß an der genannten Ecke der Vorhang unten schlecht schloß. Er ruhte nicht ganz am Boden auf, so daß von unten vorne und rechts Licht eindringen konnte.

Daß diese Verlängerung tatsächlich durch das Licht bewirkt wurde, bestätigte ein dahin angestellter Versuch, indem zwei geneigte

Rosetten ganz an den Rand des etwas gehobenen Vorhanges gebracht wurden, zwei andere, ebenfalls geneigt, nach rückwärts gekehrt und hart an der Gewächshauswand aufgestellt wurden. — Derselbe Erfolg wie vorher, die von unten beleuchteten Rosetten verlängerten die unteren Blätter, bei den an die Wand gestellten Pflanzen trat keine Verlängerung ein.

Wir haben hier demnach einen Beweis dafür, daß sich die Semperviven in die Gruppe jener Pflanzen einreihen, bei denen mit zunehmender Beleuchtung eine Vergrößerung der Blattfläche eintritt (Jost 1908, pag. 371). Dieselbe Tatsache kann auch daraus erkannt werden, daß man auf der Rückseite anisophyller Rosetten zeitweise stark asymmetrische Blätter findet, mit einer verbreiterten Längshälfte. An diesen Blättern kann man immer konstatieren, daß die schmälere Hälfte längere Zeit von einem vorderen Blatte beschattet war, während die breitere sich im freien Zwischenraum zweier Vorderblätter unter günstigeren Lichtverhältnissen befunden hatte.



Fig. 8. Sempervivum calcareum. Die isophylle, im Dunkeln geneigt aufgestellte Rosette verlängerte infolge Lichtreizes von unten die Blätter der Unterseite. (Nat. Gr.)

Im übrigen wurde für die bei Anstellung des Versuches aufgeworfene Frage, wie sich geneigte Rosetten bei Ausschluß des Lichtes verhalten würden, keine weitere Klärung gefunden, da die Blattrosette sich bald auflöste. Hierbei nahmen die Achsen der vertikalen und der geneigten Pflanzen die vertikale Stellung ein.

2. War in dem eben angeführten Versuche durch ein Plus an Licht eine Vergrößerung der Blätter bewirkt worden, so ergab sich die

umgekehrte Versuchsanstellung, durch Beschattung eine Verkleinerung zu erzielen, von selbst.

Es wurden (8. Mai 1912) vier isophylle Pflanzen von S. Schottii vertikal und eine gleiche Anzahl geneigt in den Boden des Beetes eingesetzt und bei allen Pflanzen die untere Hälfte durch viereckige Tonschalen beschattet, zwei vertikale Pflanzen ohne Beschattung dienten als Kontrolle. In der Folge legten sich die Blätter der beschatteten Seite epinastisch um, auf der belichteten Seite blieben die Blätter der vertikalen Pflanzen in ihrer normalen Lage, die der geneigten stellten sich auf, eine wesentliche Größendifferenz zeigte sich nicht (31. Mai). Ende Juni war in der allgemeinen Lage der Blätter, mit zwei später zu erörternden Ausnahmen, keine Veränderung eingetreten, wohl aber waren auf der beschatteten Seite die neu zugewachsenen Blätter etioliert; sie waren viel schmäler und nicht so ausmodelliert wie die Lichtblätter.

Bedeutende Längenunterschiede waren auch nun nicht aufgetreten und waren auch in der Folge nicht mehr zu beobachten.

Es war demnach als Versuchsresultat nicht die erwartete Längendifferenz, sondern eine Differenz in der Blattgröße überhaupt zu verzeichnen.

Daß ein genauer Ausschlag nicht eintrat, muß wohl auf die etwas einfache Versuchsanstellung geschoben werden einerseits, andererseits ist zu berücksichtigen, daß auf der Schattenseite der Rosetten auch die Transpiration eine andere ist, als auf der Lichtseite, daß hierbei Korrelationsverhältnisse mehrfacher Art in Wirksamkeit treten dürften.

Bei zwei Pflanzen konnte der Einfluß des Lichtes in anderer Weise konstatiert werden. Es trat nämlich bei ihnen an einer Flanke, dort, wo sich die Grenze zwischen Beschattung und voller Belichtung befand, ein asymmetrisches Blatt auf, und zwar war die Asymmetrie dadurch entstanden, daß die der Schattenseite zugewandte Blatthälfte stärker wuchs, so daß das Blatt eine sichelförmige Gestalt annahm.

Dadurch neigte sich das ganze Blatt der Rückseite zu und kam aus dem Bereiche des verminderten in den des erhöhten Lichtgenusses.

Diese Sichelbildung wurde, wie schon oben erwähnt, von Figdor in der Natur beobachtet. Ich konnte sie ferner heuer an einem Blütensproß einer geneigten anisophyllen Pflanze von S. calcareum konstatieren, welcher, wohl unter der Last seiner zahlreichen Blüten, die ursprünglich geneigte Lage nicht verändern konnte. (Andere aus anisophyllen Rosetten entstandene Blütensprosse hatten sich in die Richtung der Schwerkraft gestellt.)

An dieser Achse drehten sich die Blätter der beiden Flanken, die nach Süd und Nord gelegen waren, nach aufwärts, wobei sie ebenfalls Sichelform angenommen hatten.

Das Bestreben der seitlichen Blätter einer geneigten Rosette, sich tunlichst nach rückwärts anzuschließen und sich senkrecht zur Richtung des größten Lichteinfalles zu stellen, vorausgesetzt, daß der nötige Raum vorhanden ist, zeigt auch die Rosette in Fig. 2.

Ein Beispiel von Sichelbildung findet sich auch bei Nordhausen (1902, pag. 49) an einem Kurztrieb von Pseudolarix Kaempferi Gord. mit dem Unterschiede, daß hier die Anisophyllie auf der Unterseite ausgeprägt ist und die asymmetrischen Flankenblätter sich sichelförmig nach abwärts krümmen.

3. Wenn auch die „fixe Lichtlage" der Blätter einer normal gewachsenen Rosette eine derartige sein dürfte, daß im Verlaufe eines Tages beide Blattseiten gleichviel Licht empfangen, tauchte doch die Frage auf, ob nicht etwa eine Differenz in der Lichtempfindlichkeit zwischen Ober- und Unterseite bestünde, die dann bei der geneigten Rosette sich fühlbar machen könnte. Anatomische Unterschiede konnten nicht konstatiert werden.

Es wurden deshalb an mehreren Pflanzen einzelne junge Blätter auf der Ober- oder Unterseite teils mit schwarzem, teils mit durchscheinendem Papier belegt, welches mit Bindfaden befestigt wurde.

Doch scheiterte dieser Versuch daran, daß es bei den wechselnden Witterungsverhältnissen im Freien nicht möglich war, den Papierbelag dauernd zu erhalten, — bei der Kultur im Glashause schlugen sich einzelne auf der Oberseite belegte Blätter um, doch konnte daraus kein Schluß gezogen werden, da bei den geringen Lichtverhältnissen während der Versuchszeit die Glashauspflanzen überhaupt zu etiolieren begannen.

4. Waren die letzteren Versuche daraufhin angestellt worden, die Wirksamkeit des Geotropismus bei möglichstem Ausschluß des Lichtes kennen zu lernen, so sollte durch folgenden Versuch der Einfluß des Lichtes auf die Wachstumsform der geneigten Rosette bei Ausschaltung der geotropischen Richtkraft erforscht werden. Es wurden (27. Juli 1912) zwei eingetopfte Pflanzen von S. Schottii (eine normal, die andere anisophyll gewachsen) derart auf den Klinostaten gesetzt, daß die Rosettenachse parallel zur horizontalen Umdrehungsachse zu liegen kam. Die beiden Apparate wurden in der Mitte eines leerstehenden Gewächshauses so aufgestellt, daß das Licht von allen Seiten freien Zutritt hatte. — Eine isophylle Pflanze in vertikaler Stellung diente als Kontrolle.

Schon nach einer Woche zeigte es sich, daß die älteren Blätter sich senkten und dem Erdboden anlegten, und in der Folge krümmten sich auch die jüngeren Blätter durch epinastisches Wachstum nach abwärts.

Die Kontrollrosette war Ende August wohl etwas geöffneter als zu Beginn des Versuches, infolge des geringen Lichtgenusses im Glashause zumal bei dem sonnenlosen, regnerischen Augustwetter, doch waren die Blätter keinesfalls dem Boden angelegt und zurückgeschlagen, wie bei den am Klinostaten sich drehenden Pflanzen: Letztere Erscheinung muß also nur durch den Anschluß des Geotropismus hervorgerufen worden sein.

Hinsichtlich der Wirkungsweise des Lichtes auf die Ausbildung der anisophyllen Rosette gab also auch dieser Versuch keinen Aufschluß.

Doch zeigte sich die interessante Tatsache, daß durch die Ausschaltung des geotropischen Reizes am Klinostaten die „autogene Epinastie“ ebenso zur überwiegenden Wirkung gelangte, als bei der Ausschaltung oder Verminderung des Lichtreizes.

Pfeffer (1904, pag. 688) sagt von der autogenen Epinastie, daß sie sich darin kundgebe, daß sich die aktionsfähigen Blätter zurückschlagen, wenn sie nach Eliminierung der Schwerkraft am Klinostaten in die autogene kampylotrope Gleichgewichtslage übergehen.

Auch für das Freiwerden der Epinastie durch Lichtwirkung kennen wir Beispiele (Pfeffer 1904, pag. 487 und die dort zitierte Literatur). „Blätter von Taraxacum officinale, Plantago media, Primula elatior nehmen an schattigen Orten eine aufstrebende, bei stärkerer diffuser Beleuchtung aber eine mehr oder minder horizontale Lage ein, so daß zuweilen die Blattrosette dem Boden angepreßt ist. Demgemäß wird bei den Blättern dieser und vieler anderer Pflanzen durch Beleuchtung die epinastische, durch Verdunkelung die hyponastische Wachstumstätigkeit gefördert. Umgekehrt wird bei den Blättern von Impatiens, Helianthus, Ceratophyllum, Myriophyllum durch Verdunkelung eine Förderung der epinastischen Wachstumstätigkeit und dadurch eine mehr oder weniger ansehnliche Rückwärtskrümmung der Blätter verursacht.“

Wir können uns also auf Grund der Versuche dieses Abschnittes vorstellen, daß unter normalen günstigen Wachstumsbedingungen die Lage der Rosettenblätter bei Sempervivum die Resultierende aus drei Kräften ist: Negativer Geotropismus (G), Lichtreiz (L) (dieser kann tropisch und nastisch sein) und autogene Epinastie (E). Hierbei überwindet die Summe der beiden ersten den Einfluß der letzten (Pfeffer 1904, pag. 686). Sobald jedoch aus der genannten Summe eine der

beiden Größen eliminiert oder die Größe (L) verkleinert wird (l), (wie weit wäre noch festzustellen), so überwiegt die Epinastie.

$$G + L > E.$$

$$E > G, \quad E > L, \quad E > G + l.$$

V. Weitere Beobachtungen und Versuche.

Das häufige Vorkommen anisophyller Rosetten kann man, günstige Lichtverhältnisse vorausgesetzt, mit der den Semperviven eigentümlichen vegetativen Vermehrung in Beziehung bringen. Sie erzeugen nämlich aus den Blattachseln ihrer unteren Blätter Tochterrosetten, die sie entweder mit langen Ausläufern von sich strecken (Fig. 2), oder es bleiben die jungen Rosetten ohne Ausläuferbildung ganz an der Mutterrosette, so daß sie dieselbe oft kranzartig umschließen (S. arachnoideum). In beiden Fällen bekommen die jungen Rosetten auf diese Weise schon von Anfang an eine Neigung zum Horizont, welche dann bei Raummangel durch gegenseitigen Druck vergrößert oder vermindert werden kann.

Durch gegenseitigen Druck kann es auch geschehen, daß in größeren Rasen einzelne Rosetten Neigung nach verschiedenen Himmelsrichtungen erhalten, so daß die Anisophyllie nicht nur nach S, sondern auch nach O, W und N zum Ausdruck kommt. Ich machte diese Beobachtung (1911) im Alpinum des Münchener Gartens an einem Rasen von S. calcareum und an einem Polster von S. arachnoideum aus Süd-Tirol, welchen ich in einem Topf im Freien kultivierte, der sich so geformt hatte, daß in der Mitte eine große, vertikale, isophylle Rosette und rund um dieselbe anisophylle Pflanzen entstanden waren.

Durch Druck kann es aber auch vorkommen, daß die Blätter einer Rosettenflanke aufgestellt werden und dadurch in eine bessere Lichtlage kommen, so daß die Anisophyllie auf einer Flanke zur Erscheinung gelangt, eine Tatsache, welche auch Heinricher beobachtet hatte, sie aber auf einseitige Erwärmung seitens des anliegenden Gesteins zurückführte (1910, pag. 662).

Diese Beobachtung veranlaßte mich, den Versuch zu machen, an vertikalen Rosetten durch konstanten Druck die Anisophyllie auf beliebiger Seite hervorzurufen. Zu diesem Zwecke wurden (22. April 1912) acht gleichgroße isophylle Rosetten von S. calcareum (die vegetativen Nachkommen zweier Pflanzen des vorigen Jahres) vertikal ins Beet gesetzt. Ende Mai, nachdem anzunehmen war, daß sich die Rosetten im Boden genügend verankert hatten, wurden an jeder Rosette die Blätter

einer Seite — und zwar in verschiedenen Richtungen — durch Unterlegen eines Steines in die Höhe gedrückt und sodann dauernd in dieser Lage erhalten. Bis Ende August war Anisophyllie an drei Rosetten aufgetreten: Bei zweien auf der Ostseite (1,3—2,4 und 1,5—2,2 cm), bei einer auf der Südseite (1,2—1,7 cm), so daß die längere Seite nach W und N gerichtet war.

Daß sich das Resultat nur bei zwei Pflanzen zeigte, mag einerseits an den schlechten Lichtverhältnissen des heurigen Sommers gelegen sein, andererseits kann die Vergrößerung auch von dem Maße des Anpressens abhängen. Zu starker Druck dürfte dieselbe verhindern, anstatt zu fördern.

Hinsichtlich des dorsiventralen Habitus anisophyller Rosetten haben Untersuchungen an älteren Pflanzen ergeben, daß sich die Dorsiventralität auch auf die Achse erstrecken kann. Auf Längs- und Querschnitten des von alten Blattresten eingehüllten Stammes kann man ersehen, daß die Oberseite desselben stärker ausgebildet ist als die Unterseite. Nachdem aber anisophylle Rosetten auch mit radiärer Achse zu finden sind und die Versuche unabhängig von der Gestalt der Achse ausgeführt wurden, kann man die Dorsiventralität derselben nur als eine Folge der Anisophyllie ansehen. Durch die größere Ernährungstätigkeit auf dieser Seite erhält in Wechselwirkung der Stamm eine Verstärkung, zumal dann, wenn die anisophylle Pflanze mehrere Vegetationsperioden an derselben Stelle und unter der gleichen Neigung die anisophylle Entwicklung wiederholt.

Die Labilität der Anisophyllie muß noch etwas näher besprochen werden. Es wurde oben ausgeführt, daß die Ungleichblättrigkeit in der Natur und im Garten am Ende der Vegetationsperiode zurückgeht und mit Beginn der neuen wieder einsetzt. Man darf für das Abklingen der Anisophyllie im Herbst wohl die abnehmende Wachstumsfähigkeit und den Wechsel in der Quantität des Lichtgenusses verantwortlich machen.

Wiesner (1893, pag. 328) weist auf die große Lichtempfindlichkeit der Semperviven hin — „der normale Habitus dieser sonnigen Pflanze geht schon bei einer relativ hohen Lichtintensität verloren". — „Mit steigender Lichtintensität nimmt die Blattgröße zu, dann aber wieder ab" (pag. 326). Auch mit Abnahme der Temperatur sinkt die Größe des Blattes. — Auch Goebel (1898, pag. 216) führt aus, „daß bei stark beleuchteten Zweigen der Tanne die Anisophyllie fast verschwunden, bei schwach beleuchteten dagegen stark ausgeprägt ist". Man könnte also der Anschauung zuneigen, daß die Vergrößerung der

Blätter auf der Oberseite nur bis zu einer gewissen Lichtintensität möglich sei, daß während des größten Lichtgenusses die neu entstehenden Blätter keine Differenzen aufweisen, und daß während der Periode nun fallender Lichtintensität die Länge infolge der sonstigen Wachstumshemmungen nicht mehr ansteigen kann. Doch liegen mir zu wenig Beobachtungen vor, um diese Ansicht genügend stützen zu können.

Der Rostpilz Endophyllum Sempervivi, der bei verschiedenen Arten Blatthypertrophien hervorrufen kann, hat auf die Anisophyllie keinen Einfluß, da dieselbe bei pilzbefallenen und pilzfreien Pflanzen zur Ausprägung gelangt. Heinricher (1910, pag. 661) wies auch darauf hin, daß bei den durch den Pilz hervorgerufenen Vergrößerungen die Blätter nicht nach einer Seite hin orientiert sind.

VI. Ergebnisse.

Die Anisophyllie verschiedener Sempervivum-Arten ist nur durch die Neigung der Rosettenachse gegen den Horizont bedingt. Infolge dieser Neigung wirken Schwerkraft- und Lichtreize derart ein, daß sich zuerst die Blätter der physiologischen Oberseite aufstellen und gerade richten, die der Unterseite gegen die Mitte zu krümmen. In weiterer Folge dieser Stellungsveränderung vergrößern sich die oberseitigen Blätter, wahrscheinlich durch günstigere Belichtungsverhältnisse. Die Anisophyllie ist also eine Geo-Photomorphose und keine Thermomorphose im Sinne Heinricher's (1910, pag. 661).

Es gelang, isophylle Pflanzen in anisophylle zu verwandeln, ebenso anisophylle in isophylle, nur durch Veränderung des Neigungswinkels der Achse. Ebenso konnte an anisophyllen Pflanzen die größere Seite um 180° verlegt werden.

Die versuchte Trennung der Wirkungssphäre des Schwerkraftreizes von der des Lichtreizes gelang nicht.

Durch Ausschluß oder Herabsetzung des Lichtreizes sowohl, als auch durch Ausschaltung des Schwerkraftreizes am Klinostaten, wird die autogene Epinastie der Blätter frei, sie krümmen sich in beiden Fällen nach abwärts.

Die Anisophyllie der Semperviven ist labil; sie verschwindet am Ende der Vegetationsperiode, um im Frühjahr neuerdings in Erscheinung zu treten.

Die anisophylle Ausbildung der Blätter kann in korrelativer Weise die Dorsiventralität (Epitrophie) des Stammes zur Folge haben.

Herrn Geheimrat Prof. Dr. von Goebel habe ich meinen ergebensten Dank abzustatten für die liebenswürdige Überlassung von Literatur und der reichen Mittel des botanischen Gartens und des pflanzenphysiologischen Instituts, nicht minder für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte.

München, Ende August 1912.

Literatur.

1) Boshart, K., Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. Flora 1911.
2) Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Flora 1900.
3) Dalla Torre und Graf v. Sarnthein, Flora von Tirol 1909, Bd. VI, II. Teil.
4) Figdor, W., Die Erscheinung der Anisophyllie. 1909.
5) Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitg. 1880.
6) Ders., Organographie der Pflanzen. 1898—1901.
7) Heinricher, E., Beiträge zur Kenntnis der Anisophyllie. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg 1910, 2e Ser., Suppl. III.
8) Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1908.
9) Kolderup-Rosenvinge, Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. Revue générale de Bot. 1889.
10) Nordhausen, M., Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. Pringsh. Jahrb. 1902.
11) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie II. 1904.
12) Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. 1912.
13) Schroeter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. 1908.
14) Wiesner, J., Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturwiss. Klasse, Wien 1893.
15) Ders., Der Lichtgenuß der Pflanzen. 1907.

Der Formbildungsprozeß bei der Blütencecidie von Lonicera Untergatt. Periclymenum.

Von L. Diels.

(Mit Tafel VII—VIII und 26 Abbildungen im Text.)

Inhalt.

I. Einführung.

Als ein bezeichnendes Merkmal der „organoiden Gallen“[1]) gilt die Mannigfaltigkeit der Gestaltung. „Für viele von ihnen“, sagt Küster[1]), „muß der Mangel an spezifischer Gestaltung, die Inkonstanz

1) Küster in Biolog. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, pag. 124.

der bei ihrer Bildung sich kombinierenden Gestaltungsprozesse geradezu als wesentliche Eigentümlichkeit in Rechnung gezogen werden".

Das Wesen und die Bedingtheit dieser Mannigfaltigkeit sind bisher wenig untersucht. Die Vermutungen darüber, die man in der Literatur findet, gehen auseinander. Peyritsch[1]) erkannte als wichtig den Entwicklungsgrad, z. B. der Blütensprosse zur Zeit der Infektion, die Anzahl der infizierenden Parasiten und die „Empfindlichkeit der Pflanze auf den tierischen Angriff". Die jeweilige Gestaltung der Deformationserscheinungen denkt er sich bedingt durch die spezifische Wirkung von Exkreten des Parasiten: „es wird nun im allgemeinen ganz von der Natur des von der Pflanze absorbierten Sekrets abhängen, welche Form der betreffende Pflanzenteil durch die eingetretene Störung in der Entwicklung annimmt." Die Unsicherheit dieser Anschauung hat Küster bereits mit Recht hervorgehoben.

Fortschritte auf diesem Gebiete sind von dem ontogenetischen Studium typischer Krankheitsfälle, am besten künstlich hervorgerufener Erkrankungen, zu erwarten. Auf den ontogenetischen Zusammenhang kommt es dabei an; es darf nicht, wie es gewöhnlich geschah, die einzelne Blüte aus der Reihe gesondert werden, sonst kann sie über wichtige Dinge keine Auskunft geben.

In mancher Hinsicht schien mir die bekannte Siphocoryne-Infektion von Lonicera Periclymenum ein geeignetes Objekt zu näherer Untersuchung. Denn dieses Geisblatt erzeugt bei uns monatelang Blütenstände und gewährt die Möglichkeit, die Morphogenie der Infloreszenzen unter verschiedenen Bedingungen zu verfolgen.

Mein Material stammt von Marburg, teils von den Lahnbergen bei der Stadt, wo die Pflanze auf Buntsandsteinunterlage sehr verbreitet ist, teils aus dem botanischen Garten der Universität, der auch verwandte Spezies heranzuziehen und künstliche Infektionen vorzunehmen erlaubte.

Die Figuren auf Tafel VII und VIII sind direkt nach meinen Zeichnungen wiedergegeben, die mit dem Prisma nach Mikrotomschnitten hergestellt sind. Die Textbilder habe ich nach den lebenden Objekten gleichfalls mit dem Apparat entworfen und sie dann von Herrn Zeichner J. Pohl in Berlin durch genaue Kopie zur Reproduktion bringen lassen.

II. Historisches.

Die Literatur kennt nur Teilerscheinungen aus der Cecidogenie von Lonicera Periclymenum. Gewisse Formen der Anomalie

1) Pringsheim's Jahrb. 1882, Bd. XIII, pag. 21.

fanden eine gute Beschreibung bei Morren 1850[1]). Er stellt sie als Muster hin für die Verschiedenheit von Vergrünung und Verlaubung und erörtert sie in dieser speziell formalen Hinsicht. Ein Vergleich der einzelnen Formen ist nicht durchgeführt, auf die Entwicklungsgeschichte wird nicht eingegangen; die sexuellen Abnormitäten und die Frage nach den Ursachen bleiben unberührt.

Marchand (in Adansonia IV [1864], 170) schildert dann eine Serie von Anomalien vom formalmorphologischen Standpunkt und betont die Übergänge von Epigynie zur Hypogynie (unrichtig!), von „Gamopetalie zur Dialypetalie" und von Regelmäßigkeit zur Unregelmäßigkeit der Korolle, die er an ein und demselben Individuum beobachtete. Seiner Beschreibung nach hat er eine typische Siphocoryne-Infektion vor Augen gehabt. Ähnlich benutzt Garcin[2]) einige Anomalien zu naheliegenden Spekulationen über die Phylogenie der Zygomorphie bei der Lonicera-Blüte. Masters (Pflanzen-Teratologie, deutsche Ausgabe [1886], 289, 387) bespricht die Vireszenz und erwähnt auch die rudimentäre Beschaffenheit der Geschlechtsblätter. Penzig's Buch (1894) enthält einen ausführlichen Abschnitt über Lonicera. Abgesehen von den vermännlichten Griffeln wurden schon alle wichtigeren Formen der Anomalie erwähnt (II, 329).

1904 brachte dann Daguillon (in Rev. génér. bot. 1904, Tome XVI, pag. 373—385) eine ziemlich zutreffende Beschreibung der antherentragenden „Griffel".

Etwa gleichzeitig beschreibt P. Vuillemin die Deformationen, und zwar viel ausführlicher als die Früheren. Der Titel seiner Abhandlung[3]) „La castration femelle et l'androgénie parasitaires du Lonicera Periclymenum" zeigt schon, daß er wesentliche Züge richtig auffaßt. Die Beschreibung stützt sich auf 24 Blüten aus drei Infloreszenzen, die sämtlich in Diagrammen wiedergegeben sind. In allem Tatsächlichen kann sie als zuverlässig bezeichnet werden. Aber schon die Form der Illustration verrät, daß es sich um eine formal vergleichende Betrachtung der fertigen Zustände handelt. Und als solche führt sie zu Deutungen, die sich nicht bestätigen, sobald der morphogenetische Prozeß im ganzen betrachtet wird.

---

1) Les virescences distinctes des phyllomorphies et cas particulier d'une virescence du chèvrefeuille. Bull. Acad. Roy. Belg. 1850, Tome XVII, 2, pag. 125 à 131, mit Tafel.

2) Soc. Bot. Lyon. Bull., 2. Sér., Tome VII, pag. 60.

3) Bull. mens. Soc. scienc. Nancy 1904, Sér. 3, Tome V, pag. 129—147 pl. I, II.

Die Beziehung der Mißbildungen zu ihrem Erreger konnte den Gallenkennern nicht entgehen. Die Entomologen zwar bemerkten gewöhnlich nur die an der Belaubung des Geisblattes von dem Parasiten hervorgebrachten Mißbildungen.

Aber schon 1891 bezeichnet Paul Magnus[1]), wohl als erster, Aphis xylostei Schrk. als die Ursache der Deformation, als er dem Botanischen Verein der Provinz Brandenburg infizierte Lonicera-Blüten vorlegte.

Eine Klärung der Ätiologie versuchten F. Gueguen und F. Heim. Was sie darüber veröffentlicht haben[2]), ist ein kurzgefaßter Artikel wesentlich theoretischen Inhalts. Es geht daraus hervor, daß sie nur Teilerscheinungen der ganzen Krankheit berücksichtigt haben. Es wird später darauf zurückzukommen sein.

Es ergibt sich aus der Literatur aufs deutlichste die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, welche die cecidogene Anomalie der Lonicera Periclymenum als echte „organoide Galle" bietet. Aber aus dieser Mannigfaltigkeit wurden entweder einzelne Formen rein deskriptiv vorgeführt, oder sie diente zu formal morphologischen Vergleichungen. Es muß nun der Versuch gemacht werden, die einzelnen Formen in genetische Beziehungen zu setzen und als Ausdruck einer einheitlichen Morphogenie zu beurteilen.

III. Phänologische Momente.

Wesen und Vielseitigkeit der Anomalieformen hängt, wie bei allen pathogenen Erscheinungen, zunächst von zwei variablen Faktoren ab, von der „Disposition" des Wirtes, die wesentlich von seinem Ernährungszustand und seinem Alter bestimmt ist, und von der Entwicklung des Parasiten. Dieser in der Phytopathologie besonders von Sorauer so nachdrücklich betonte Zusammenhang ist speziell für Gallenbildungen mehrfach von Thomas aufgezeigt worden[3]). Für verschiedene Fälle hat er in dieser Hinsicht die Bedeutung von „phänologischen Momenten" hervorgehoben.

---

1) Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1891, Bd. XXXIII, pag. VIII.

2) Variations florales tératologiques, d'origine parasitaire, chez le chèvrefeuille. Étude de l'aphidocécidie florale du Lonicera periclymenum L., produite par Rhopalosiphon xylostei Schrk. Compt. rend. Assoc. Franç. avanc. sc. 30me session, I, Paris 1901, pag. 130, 131.

3) z. B. bei der von Cecidomyia pseudococcus, Zool. bot. Ges. Wien 1890, Bd. XL, pag. 301—306. — von Urophlyctis hemisphaerica, Mitt. Thür. bot. Ver. 1912, N. F. Bd. XXIX, pag. 20—23.

Sehr bezeichnend dafür sind die Unterschiede, die die Verwandten von Lonicera Periclymenum, d. h. die Arten der Untergattung Periclymenum L.[1]) untereinander bieten.

In der Marburger Gegend treten diese Unterschiede z. B. Anfang Mai klar hervor. Um diese Zeit hat Lonicera Periclymenum noch sehr junge Blütenknospen, L. italica etwas weiter fortgeschrittene, L. Caprifolium und L. sempervirens die am meisten entwickelten.

Lonicera Periclymenum blüht selten vor Mitte Juni; L. italica in den ersten Tagen des Juni, ist etwa am 8. in Vollblüte; L. Caprifolium blüht bereits am 25. Mai und ist am Schluß der ersten Juniwoche in der Regel völlig verblüht. L. sempervirens endlich öffnet ihre ersten Blüten schon Ende Mai, fährt aber mindestens 4 Wochen fort, zu blühen.

Sehr ungleich ist die Fähigkeit, laterale Infloreszenzen zu erzeugen: bei L. Caprifolium fehlt sie ganz, bei L. italica[2]) ist sie sehr schwach. Bei L. sempervirens tritt sie bedeutend stärker hervor, wenn auch diese Lateralstände gewöhnlich nicht mehr zur Anthese gelangen, sondern abtrocknen. L. Periclymenum treibt am kräftigsten solche Lateralinfloreszenzen, bei ihr ist die Zahl der „neogenen" Blüten im Sommer und Herbst sehr bedeutend, und sie gelangen von Juli bis eventuell Anfang November zu vollkommener Entwicklung.

Dieser Abstufung entspricht auch die Reaktion der vier Arten auf künstliche Entfernung der terminalen („archigenen") Infloreszenz. L. Caprifolium und L. italica kompensieren sie niemals oder nur ausnahmsweise, L. sempervirens ziemlich leicht, L. Periclymenum am allgemeinsten.

Ob dies Verhalten bei jenen Arten spezifisch ist oder klimatisch bedingt, bliebe zu untersuchen. Zunächst beanspruchen meine Angaben natürlich nur für Hessen Gültigkeit. Ich möchte sogar annehmen, daß in anderen Gegenden manches sich anders und zu anderen Zeiten abspielt.

Natürlich hängt davon auch der Verlauf der Infektion und damit die äußeren Formen der Krankheit zusammen. Denn auch der Parasit wird in seiner Lebensweise und seiner Infektionskraft stark von außen bestimmt, und zwar wahrscheinlich nicht ganz gleichsinnig wie Lonicera.

---

1) Vgl. A. Rehder, Synopsis of the Genus Lonicera. 14. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 1903.

2) Nebenbei bemerkt, scheint mir die Bastardnatur dieser Form, entgegen Rehder, l. c. pag. 192, nicht erwiesen.

Neuere Angaben über das Verhalten von Siphocoryne xylostei Schrk. verdankt man A. Mordwilko[1]). Seine Beobachtungen bei Warschau führten ihn zu der Vermutung, daß die Aphidine auf dem Wege sei, sich zu einer migrierenden Art zu entwickeln; denn sie sei imstande, im Hochsommer auf Umbelliferen (z. B. Conium maculatum) als Zwischenwirte überzugehen. Ebenso gibt schon Kaltenbach in seiner Monographie der Pflanzenläuse (Aachen 1872) an, sie lebe auch in den Dolden von Conium. Aber von einer regelmäßigen Migration habe ich bei Marburg bis jetzt nichts wahrgenommen. Hier können von Anfang Mai bis in den November hinein auf Lonicera andauernd fortpflanzungsfähige ungeflügelte Weibchen gefunden werden. Allerdings trifft auch in Hessen zu, was Mordwilko über den Häufigkeitszustand sagt. Es habe den Anschein, als ob Siphocoryne xylostei im Hochsommer sich auf Lonicera weniger gut fortpflanze als im Frühjahr und im Anfang des Sommers. Es mag in dem kontinentaleren Klima Polens diese Erschwerung sehr empfindlich sein und zur Migration auf die saftigeren Umbelliferenstauden geführt haben. Aber auch bei Marburg wird im Laufe des Sommers die Zahl der Läuse sichtlich viel geringer, von den meisten Achsen verschwinden sie ganz. Zum Teil liegt das auch hier an dem Mangel geeigneter zarter Triebe, mehr aber noch an den Verheerungen, die durch tierische Feinde angerichtet werden; besonders Forficula auricularia und verschiedene Spinnen räumen stark unter den Läusen auf. Doch alle diese Momente sind natürlich, wie bei den Pilzen, sehr verschieden, je nach den Standorten und je nach der Witterung der einzelnen Jahre, und schon deshalb fällt die Epidemie mit ihren gallenbildenden Folgen nie ganz gleich aus; z. B. sah ich in dem abnorm trockenen Sommer 1911 schon Ende Juni an Lonicera italica viele geflügelte Weibchen, die in der Regel erst später zahlreich werden und bei uns am stärksten im Oktober auftreten, um die Neuinfektionen zu vollziehen. Schon vorher, Ende September und Anfang Oktober, läßt sich an Lonicera Periclymenum oft eine herbstliche Zunahme der Aphidine feststellen.

Die überwinterten Tiere sieht man bei geeignetem Wetter schon im April hervorkommen; um diese frühe Zeit sah ich sie z. B. an L. sempervirens und L. Caprifolium sehr vereinzelt. Nach sehr mildem Winter traf ich auch an L. Periclymenum schon am 29. April 1912 ein einzelnes Muttertier mit mehreren Jungen; eine stärkere Vermehrung aber findet gewöhnlich erst von Anfang Mai an statt.

---

1) Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. XXVII, pag. 797, 812, 813.

Setzt man mit diesen Tatsachen die „Phaenologie" der Loniceren in Beziehung, so wird die verschiedene Disposition dieser Pflanzen zur Vergallung ohne weiteres klar. In der kritischen Zeit, vor Mitte Mai, wo Siphocoryne als Infizient wirksam wird, sind bei allen vier Spezies die meisten archigenen Blütenknospen über ihre stärker deformierbare Periode hinaus. Deshalb beobachtet man bei den frühesten, L. Caprifolium und L. italica, niemals natürliche Deformationen; und weil diese beiden auch nach künstlichem Eingriff laterale Infloreszenzen nur ganz selten bilden, so liefern sie überhaupt nur ausnahmsweise einmal Anfänge von deformierten Blüten. Bei Lonicera sempervirens entstehen Anfang Mai ausnahmsweise auch spontan noch laterale Blüten; aber sehr leicht lassen sie sich künstlich, durch Entfernung der Terminalknospen, hervorlocken; und auf diese Weise erhält man experimentell unschwer tief deformierte Blüten. Bei Lonicera Periclymenum endlich können bereits späte archigene Infloreszenzen angegriffen sein. Ihre ältesten Blüten zwar zeigen nur die zuerst auftretenden Störungen, die jüngeren können auch schon stärker beeinflußt sein. Eine derartige vergrünte „archigene" Blüte sah ich z. B. schon am 14. Juni (1910). In normalen Jahren ist die Zahl so früher Cecidien jedoch gering, nach meiner Zählung kaum mehr als 1%. Dagegen legt L. Periclymenum nun im Spätfrühling und während des Sommers viele Lateralinfloreszenzen an, z. T. gerade zur Zeit des Hochstandes der Invasion. Daher ist das Erscheinen zahlreicher Deformationen hier ein gewöhnliches Vorkommnis, ja wenn Siphocoryne überhaupt anwesend ist, eine Naturnotwendigkeit. Dabei kommt es öfters vor, daß die Läuse freiwillig oder durch Absterben von den beeinflußten Achsen längst verschwunden sind, wenn die deformierte Infloreszenz aufblüht. Und das hat, ähnlich wie bei den Chloranthien von Torilis, Trifolium und vielen anderen veranlaßt, daß die Anomalien selbst viel früher bekannt wurden, als ihre parasitäre Ursache.

Von den Arten der Untergattung Periclymenum wird noch Lonicera implexa als Wirtspflanze der Siphocoryne xylostei genannt (C. Massalongo in Marcellia VI [1907]); wie sie sich dabei verhält, habe ich nicht feststellen können, da mir diese Spezies in Marburg nicht zur Verfügung stand.

IV. Deformation der reifen Blüten.

Die direkte Infektion von mehr oder minder ausgebildeten Knospen führt natürlich zu keinen wesentlichen Umbildungen. In freier Natur kommt sie bei den Lonicera Periclymenum von Marburg

übrigens weniger häufig vor, weil zur Zeit der nahenden Anthese die Läuse die blühenden Sprosse oft schon verlassen haben und auf die jüngeren zarteren, rein vegetativen Fortsetzungssprosse übergegangen sind.

Beim künstlichen Versuch aber kann man natürlich derartige Spätinfektionen ausführen Sie veranlassen dann sowohl bei L. Periclymenum wie bei L. sempervirens unmittelbaren Nahrungsmangel und damit lokale Hemmungen im Wachstum. Im Gegensatz zu den Frühinfektionen sind die Erfolge daher sehr ungleichmäßig. Es entstehen Wachstumsdifferenzen und Spannungen, die zu mannigfachen Krümmungen der Blütenphyllome führen. Sehr gewöhnlich beobachtet man Stillstand an der Korolle. Filamente oder Griffel können zugleich noch weiter wachsen und erleiden dann infolge des Widerstandes der gehemmten Krone starke Verbiegungen. Aber die Sporangien sind normal, und darin liegt der entscheidende Unterschied von den nach Frühinfektion sich abspielenden Deformationen. Weiter findet man an der Korolle mindestens stellenweise die definitive Färbung unterbleiben; die Rötung kann völlig fehlen.

Kurz, es treten an den verschiedensten Stellen Störungen und Hemmungen der letzten Entwicklungsvorgänge ein. Diesen Phänomenen entsprechen der großen Mehrzahl nach die bekannten von Peyritsch[1]) künstlich erzielten Chloranthien bei Arabis. Denn er infizierte stets nur die Infloreszenzen; und wenn auch deren Entwicklung bei den Cruciferen wohl häufig schneller abläuft als bei Lonicera, so ist doch klar, daß es sich bei Peyritsch fast nur um Spätinfektionen handelt. Der Charakter der von ihm erzielten Anomalien beweist das deutlich. Deshalb ist durch seine Versuche durchaus nicht bewiesen, daß es sich bei der l. c. pag. 13 f. beschriebenen, aber experimentell nicht erzeugten (offenbar tiefer gehenden) Deformation wirklich um etwas spezifisch Verschiedenes, etwas „ganz Heterogenes“ [2]) handelt. Und damit fällt ein wichtiges Argument für seine Spezifitätsannahme einstweilen weg.

V. Progressive Deformation der Blütenanlagen.

1. Kelch.

Der Kelch bleibt fast stets normal. Unter den Hunderten von beobachteten Blüten fand ich nur einmal, bei einer völlig vergrünten, auch eine Deformation des Kelches. Ein Sepalum stand herabgerückt,

1) Pringsheim's Jahrb. 1882, Bd. XIII, pag. 1 ff.

2) l. c. pag. 21.

ein zweites war hypertroph und petaloid, die drei übrigen wie gewöhnlich ausgebildet.

Schon Morren[1]) erwähnt diese „permanence" des Kelches, ebenso haben sie Masters, Cavara und Vuillemin hervorgehoben. In der Tat ist sie wichtig. Denn sie zeigt, daß auch bei tiefen Infektionen keine einheitliche Deformation aller Blütencyklen stattfindet, daß vielmehr die Blütenhülle nur korrelativ beeinflußt wird; daher der am wenigsten beteiligte Kelch kaum jemals. Dieser Zusammenhang lag Morren bei seiner Betrachtungsweise natürlich fern, und so sieht er einen höchst sonderbaren Widerspruch darin, daß das zur laubigen Veränderung scheinbar geeignetste Organ sie gerade nicht erleidet!

2. Krone.

In der Regel bleibt bei stärkeren Deformationen die Krone auf früherem Stadium stehen, und da die normale Zygomorphie erst spät zu entscheidendem Ausdruck kommt, so sieht sie mehr radiär aus, wenngleich die charakteristische $^4/_1$-Stellung der Petalen selten ganz verwischt wird. Die Fünfzahl der Blumenblätter bleibt stets erhalten. Der Tubus ist meist verkürzt, in sehr extremen Fällen schwindet er ganz. Niemals sah ich an den Petalen Antheren auftreten, wie es Cavara[1]) als so häufig bei seinen Lonicera-Chloranthien beschreibt und abbildet. Auch eine Abweichung des Androeceums von der normalen Zahl, oder Verwachsungen seiner Glieder unter sich[2]) oder mit den Griffel, die Cavara[3]) als gewöhnlich bezeichnet, habe ich nur ausnahmsweise angetroffen. Überhaupt bieten jene in Bologna beobachteten Anomalien fast sämtlich so erhebliche Verschiedenheiten von meinen Wahrnehmungen, daß sie wohl kaum auf Siphocoryne-Parasitismus[4]) zurückzuführen sind. Sonst müßten die Änderungen im Vegetationscyklus der Loniceren, die das Klima Oberitaliens bedingt, einen überraschend veränderten Gang der Morphogenese veranlassen.

Das Wachstum der Krone und ihr Färbungszustand sind übrigens stark von äußeren Bedingungen abhängig, und zwar auch noch in späteren Stadien. Daher kommt es, daß diese Seiten der Organbildung nicht proportional zu einander oder zu der sexuellen Defor-

---

1) Bull. Acad. Roy. Belg. 1850, Tome XVII, 2, pag. 129.

2) Vuillemin sah diese Erscheinung oft. Bull. Soc. scienc. Nancy 1904, 3. Sér., Tome V, pag. 9.

3) N. Giorn. Bot. Ital. 1886, Vol. XVIII, pag. 54, Tav. III.

4) Cavara sagt nichts darüber.

mation sind. Die Krone ist fähig, selbst bei tiefgehender Mißbildung der Geschlechtsblätter eine nahezu normale Entwicklung zu erfahren, wenn die Wachstumsbedingungen dies begünstigen. Und ebenso kann sie bei nur schwacher sexueller Affektion ihrerseits stark mißbildet aussehen. Ich habe vergrünte Kronen gesehen, deren Tubus nur 3, der Saum nur 7 mm maß, und die doch noch ungelöste Griffel einschlossen. Daneben beobachtete ich auch solche mit 10 mm langem Tubus und 15 mm langem Saum, bei denen die Stylolyse sich erst in den Anfängen zeigte. Andererseits kann man beiderlei Größen vereint mit völliger Phyllodie beider Geschlechtsblätter beoabachten. Diese Plastizität der Korolle ist ein ergiebiger Faktor für die große äußerliche Mannigfaltigkeit der Lonicera-Cecidie.

3. Gynaeceum.

Sehr früh verraten sich die cecidogenen Störungen in der Entwicklung des Gynaeceums. Schon äußerlich tritt dies hervor in den Dimensionen des Ovariums und in der Länge des Griffels. Bei der normalen Blüte verhält sich Länge und Breite des Ovariums ungefähr wie 1:1; der Griffel erreicht in allen Stadien das Niveau der Antherenspitzen, bis er zuletzt sich darüber hinaus verlängert. An den deformierten Blüten wird das Ovarium länger und schmäler (Fig. 1), der Griffel verkürzt sich. An diesen beiden Merkmalen lassen sich frühe Stadien der cecidogenen Deformation am einfachsten erkennen. Und es ist leicht, innerhalb einer Infloreszenz ihre Zunahme zu beobachten.

27. Juni 1910. Eine „archigene" Infloreszenz von Lonicera sempervirens besteht aus drei je sechsblütigen Wirteln, in der Altersreihenfolge α, β, γ. Die Knospen bieten folgende Maße in mm:

Wirtel	Ovarium	Korolle
α	2,5 × 2	13—14 × 3
β	2,5 × 1,5	11 × 2,7
γ	2,5 × 1	6 × 2

Bei α und β sind Staubblätter und Griffel anscheinend noch normal. Bei γ bleibt der Griffel bereits im Längenwachstum zurück. Die Hauptunterschiede aber werden im Ovarium wahrnehmbar. Wenn man ausgeht von der normalen Samenanlage (Fig. 2 *A*; Taf. VII, Fig. 1), so stellt sich für α und β eine Hypertrophie des Funiculus (Fig. 2 *B*—*D*; Taf. VIII, Fig. 8 und 9) heraus, während bei γ die Samenanlage (Fig. 2 *E*, Fig. 3; Taf. VIII, Fig. 10) schon völlig umgestaltet, rein vegetativ geworden erscheint.

Einen ähnlichen Fall zeigte Lonicera Periclymenum an einer archigenen Blüte (14. Juni 1910). Die Korolle war völlig vergrünt, ihre Röhre 8, die Abschnitte 6 mm lang. Im verlängerten Ovarium (5—6 mm lang, 1,8 mm breit) waren die Samenanlagen verkümmert,

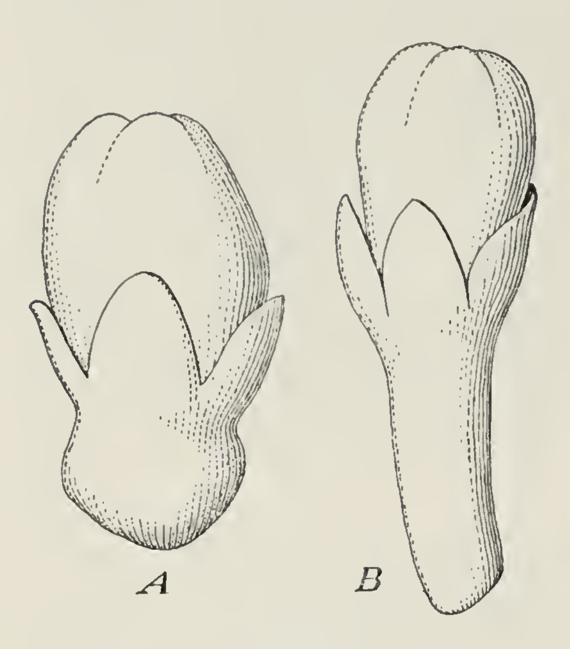


Fig. 1.

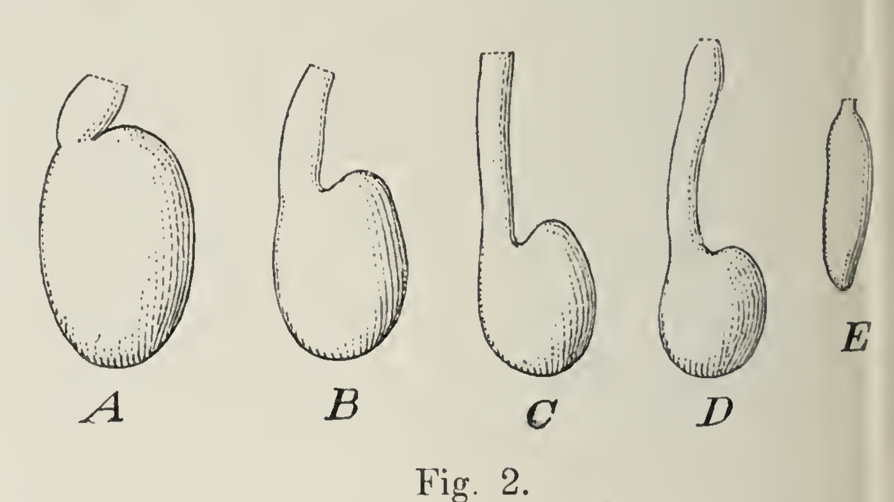


Fig. 2.

Fig. 1. *A* normale Knospe. *B* cecidogene Knospe. Vergr. 8.

Fig. 2. (Schematisch.) Lonicera sempervirens. *A* Samenanlage einer normalen Blüte. *B—D* Samenanlage mit hypertrophischem Funiculus. *E* rein vegetativ gewordene Samenanlage.

aber ihre Funiculi mit Drüsenhaaren besetzt, gestreckt bis zu 2,5 mm, ja z. T. noch länger, und dann wegen Raummangel sich in einer Schlinge krümmend. Bei den jüngeren Knospen derselben Infloreszenz waren die Samenanlagen nicht mehr ausgegliedert, der Griffel stärker vergrünt, auch die Staubblätter zeigten beginnende Mißbildung.

Über die zeitlichen Umstände derartiger Entwicklung gibt der Versuch Aufschluß.

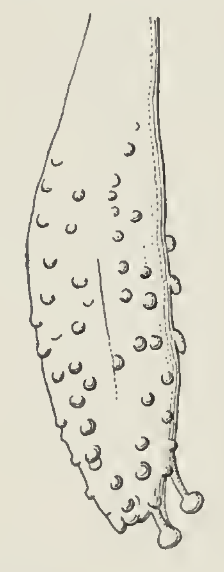


Fig. 3. Abortierende Samenanlage mit Drüsenhaaren besetzt.

Am 2. Mai 1912 wurde eine Familie der Siphocoryne von L. sempervirens auf völlig intakte L. Periclymenum übertragen und zwar unterhalb einer Terminalinfloreszenz; am 6. Mai war sie normal übergegangen; am 10. Mai zeigte sich starke Invasion des einen der beiden Stützblätter. Am 4. Juni war das Paar der Stützblätter infiziert, die drei unteren Blattpaare des Sprosses intakt. Die Infloreszenz wurde untersucht. Im äußeren Quirl maß das Ovar 2,5 mm, die Korolle 6—7 mm, die Staubblätter waren normal, der Griffel solid, aber etwas kürzer. Die Samenanlagen begannen zu verblatten. Der innere Quirl maß 7,5 mm, die Korolle 5 mm, der Griffel war stärker verkürzt. Die Samenanlagen hatten keinen Nucellus mehr und waren dicht mit Drüsenhaaren besetzt (Fig. 3).

Die auffällige Hypertrophie des Funiculus teilt die Lonicera-Cecidie mit der von Aphis (?) anthrisci auf Torilis Anthriscus hervorgerufenen. Mit dieser hat sie ferner gemein eine anomale Haarbildung an den Innenwandungen des Ovariums, den Plazenten und

Samenanlagen, d. h. Orten, die normal niemals Haare bringen (Taf. VIII, Fig. 9—11). Man wird dergleichen Übereinstimmungen morphogenetischer Prozesse als einen Hinweis auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Umbellifloren und der Caprifoliaceen betrachten dürfen. Es sind solche gleichartig verlaufenden Reaktionen, die eine nahe innere Verwandtschaft zum Bewußtsein bringen können, wenn eine augenfällige Mannigfaltigkeit der Formen das Gefühl dafür abzustumpfen droht.

Alle diese Veränderungen gehen Hand in Hand mit den Störungen der Samenanlage. Und zwar fallen die formativen Äußerungen in den verschiedenen Teilen des Gynaeceums zeitlich so sehr zusammen, daß es mir nicht gelungen ist, an der Folge der Erscheinungen hier das etwa Primäre von dem etwa korrelativ Sekundären zu scheiden. Doch habe ich den Eindruck gewonnen, daß die störenden Bedingungen gleichzeitig in den verschiedenen Sphären des Gynaeceums morphotisch zu wirken beginnen.

Die reife Samenanlage der Lonicera Periclymenum (Taf. VII, Fig. 1) folgt dem Sympetalentypus. Sie hat ein sehr dickes Integument, der Nucellus ist bis auf einen Rest von der Makrospore absorbiert. Der Eiapparat ist viel kräftiger entwickelt als die gewöhnlich sehr undeutlichen Antipoden.

So weit meine Erfahrungen reichen, geht allerdings schon bei normaler Lonicera Periclymenum die Verdrängung des Nucellus nicht so schnell von statten, wie bei der (freilich der anderen Untergattung angehörigen) L. Standishii, die von Guignard[1]) kurz beschrieben wurde. Denn dort grenzt schon während der ersten Teilung des Makrosporenkernes der Sack direkt an das Integument (vgl. Ann. sc. nat. Bot., Sér. 6, Tome XIII, pl. VII, Fig. 150); bei L. Periclymenum dagegen können schon die weiteren Teilungen vollzogen sein, wenn der Embryosack eben erst die äußere Schicht des Nucellus anzugreifen beginnt (Taf. VII, Fig. 2).

In den cecidogen gestörten Samenanlagen nimmt zuerst die Expansionskraft des Embryosackes ab; die Verdrängung des Nucellus gelingt ihm nur noch zum Teil. Die Polkerne sind dabei dem Anschein nach noch normal. Der Eiapparat aber zeigt Symptome der Schwächung. Die Umhäutung der Zellen unterbleibt, die Kerne sind kleiner und weniger stark tinktionsfähig. Taf. VII, Fig. 4 hält diesen

---

1) Ann. scienc. nat. Botan. 1882, 6. Sér., Tome XIII, pag. 174, pl. VII, fig. 147—152.

Zustand fest. Das Bild ist etwas schematisiert, namentlich wurden die Kerne aus verschiedenen Niveaus in eine Ebene projiziert.

Ein ganz ähnliches Stadium lieferte ein künstlicher Infektionsversuch im Sommer 1911. Da wurde am 29. Juni ein intakter Zweig belegt und die Terminalinfloreszenz dekapitiert. Die Läuse gingen gut über. Die bereits angelegten Lateralinfloreszenzen entwickelten sich und hatten am 19. Juni 0,5 mm lange Knospen. Das Ovarium an ihnen war leicht deformiert, der Griffel sichtlich verkürzt. Die Samenanlagen (vgl. Taf. VII, Fig. 6) hingen an gestreckten Funiculis. Der Nucellus (Taf. VII, Fig. 5) war nur zum kleineren Teile absorbiert, im Embryosack blieb der Polarkern auch hier noch anscheinend normal, die Kerne des Eiapparates schienen kleiner als gewöhnlich.

Mit derartigen Samenanlagen zusammen finden sich im selben Ovarium auch solche, bei denen die Verkümmerung des Embryosackes schon weiter fortgeschritten ist. Überhaupt ist entsprechend ihrem ungleichen Alter die Degenerationsstufe der einzelnen Ovula innerhalb desselben Fruchtknotens recht ungleich, und es läßt sich auch daraus ermessen, daß schon geringe Altersdifferenzen starke Unterschiede in dem Grade der Deformation bedingen.

Taf. VIII, Fig. 7 zeigt eine Samenanlage, bei der die Makrospore sich nicht mehr entwickelt hat. Bei Fig. 8 ist sie auf dem Stadium stehen geblieben, wo im Nucellus die Mutterzelle der Makrospore schon vorhanden, die Integumente aber erst in der Entwicklung begriffen sind.

Schließlich bildet sich auch der Nucellus nicht mehr aus. Die „Samenanlage“ ist sozusagen rein vegetativ und beweist das daran, daß sie, wie oben schon erwähnt, samt den Innenwandungen der Fruchtknotenhöhle sowohl einfache wie Köpfchenhaare hervorbringt (Taf. VIII, Fig. 9—11, vgl. Fig. 3), sich also in einer Entwicklungsrichtung bewegt, die auch bei anderen Cecidien sozusagen vom Generativen hinwegführt.

Die Hemmung der Makrospore, Verkümmerung der Samenanlagen und Schwinden der Plazenten sind bei Lonicera Periclymenum die ersten Stadien der cecidogenen Deformation. Es ist also die ♀ Sphäre, welche zuerst nach der Infektion gestört, geschwächt und vernichtet wird. Jedenfalls leidet sie erheblich früher als die ♂ Sporangien.

Zwei Beispiele mögen diesen wichtigen Punkt noch belegen, beide von L. Periclymenum.

9. August 1910. Korollenröhre gegen die normale um 5—6 mm verkürzt. Griffel um die Hälfte verkürzt. Plazenten geschwunden. ♂ Sporangien mit gut ausgebildeter Faserschicht.

19. Juli 1911. Äußerlich wenig verbildet. Korollenröhre 16 mm. Griffel aufgelöst (vgl. pag. 198, 200), 2 mm lang. Samenanlagen fehlen. ♂ Sporangien mit Faserschicht. Pollenkörner getrennt voneinander, normal.

Neben den Ergebnissen der mikroskopischen Prüfung zeigt also jeder genauere Vergleich der Deformationsstadien das Versagen der ♀ Teile als die erste Wirkung der Infektion. Es ist unverständlich, wie Guéguen und Heim die Ansicht gewinnen konnten, „es seien die Gameten, die dazu neigten, ihre Individualität am längsten zu bewahren".

Vielmehr bietet die Empfindlichkeit des weiblichen Organs gegen den Siphocoryne-Parasitismus den eigentümlichsten Zug der Lonicera-Cecidie. Denn in den meisten sonst bekannten Fällen greifen die teratogenen Deformationen auf das Gynaeceum gerade zuletzt über, oft bleiben sie dort am unbeträchtlichsten. Im zusammenfassenden Résumé seiner „Cécidies florales" sagt Molliard[1]) geradezu, innerhalb einer Blüte widerständen die weiblichen Keimzellen im allgemeinen leichter als die männlichen den cecidogenen Einflüssen. Von dieser Regel macht Lonicera also eine Ausnahme. Denn hier bildet gerade die Atrophie des ♀ Organs die erste Phase in der ganzen Folge der Deformationen. Es ist aber vielleicht nicht ohne Bedeutung, daß Atrophien in der ♀ Sphäre bei den Caprifoliaceen ja auch „normal" sehr verbreitet sind. Bei Viburnum fehlen an den bekannten sterilen Blüten die ♀ Anlagen sehr oft vollkommen[2]). Und Gattungen wie Symphoricarpus, Dipelta und Linnaea, unzweifelhafte Verwandte von Lonicera, kennzeichnen sich geradezu durch die partielle Sterilisierung ihres Gynaeceums. Allerdings sind die Formen, in denen sich dort diese Sterilisierung vollzieht, nach dem, was Familler[3]) darüber mitteilt, bedeutend verschieden von dem cecidogenen Verlauf bei Lonicera.

4. Androeceum.

Die folgenden Stadien lassen sich am besten beurteilen, wenn man neben dem Studium des Gynaeceums zugleich das Verhalten der

1) Ann. scienc. nat. Bot. 1895, Sér. VIII, Tome I, pag. 231.
2) Goebel in Pringsheim's Jahrb. 1886, Bd. XVII, pag. 293.
3) In Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 157 ff.

Staubblätter im Auge behält. In den bisher betrachteten Fällen zeigt sich weder äußerlich am Staubblatt, noch im Innern der Antheren eine Wandlung.

Tritt die Infektion jedoch früher ein, so beginnt auch im Androeceum die Ablenkung der normalen Entwicklung sich zu äußern. Ein derartiges Stadium, das von den vorigen her natürlich durch zahlreiche Abstufungen erreicht wird, ist in Fig. 4 wiedergegeben. Der Griffel beginnt sich in drei Stücke zu lösen, welche durch ihre reiche Besetzung mit drüsenlosen Trichomen und drüsigen Haaren sehr auffällig von dem kahlen „Normal"-Griffel abweichen, der eben einen Griffelkomplex darstellt (Fig. 4 *D*).

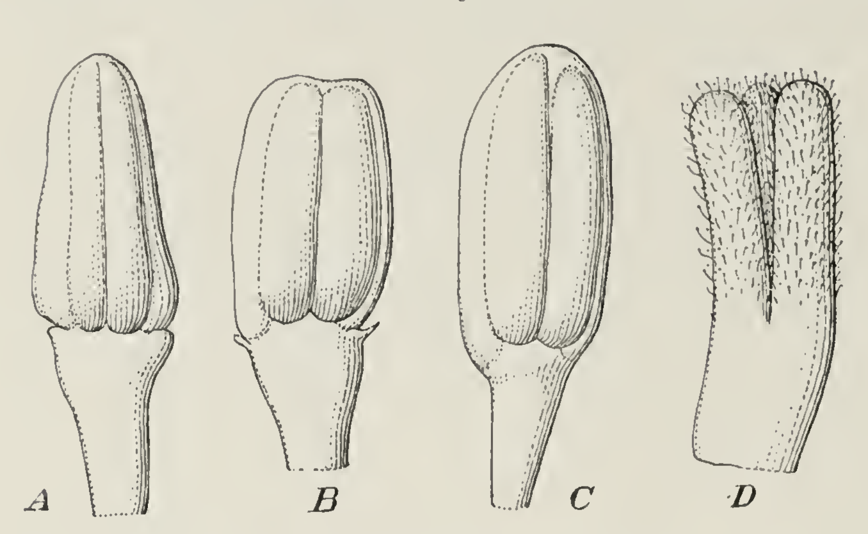


Fig. 4. Knospe einer deformierten Blüte mit beginnender Stylolyse. *A—C* Staubblätter, *A* und *B* mit Filamentzähnen. *D* die sich lösenden Griffel. Vergr. $8^1/_2$.

Das normale Staubblatt ist kahl, der Faden fast drehrund, die Anthere dorsifix, d. h. an der Basis über die Insertion hinausgewachsen. In dem vorliegenden Stadium der beginnenden Stylolyse unterbleibt die basale Ausdehnung des Antherenteiles, die sonst schon in 5 mm langen Knospen mehr als die Hälfte des Organes ausmacht: sie sind basifix geworden. Statt dessen nimmt der sterile Teil zu; er wird relativ breiter, zuweilen sind seine Ränder schmal geflügelt, besonders häufig aber gewinnt die obere Partie und dehnt sich mit zwei zahnartigen Auswüchsen neben der Antherenbasis aus. Fig. 5 *A* und *B* zeigen diesen Vorgang im Beginn. In fortgeschrittenen Fällen der Sporangienverkrümmung wird diese laterale Förderung des Filamentes noch stärker (Fig. 5 *E*). Die Etappen dieses Vorganges hat Vuillemin[1]) bereits beschrieben, seine Angaben sind leicht zu bestätigen. Auch Garcin[2]) hatte vermutlich extreme Fälle solcher Bildungen beobachtet, aber irrig gedeutet. Er beschreibt die Staminodien als dreilappige Gebilde, wie auch ich sie gelegentlich antraf. „Jeder der Seitenlappen", sagt er, nimmt genau die Stelle je einer Theca ein und der Mittellappen die des Konnektivs. Man könnte also sagen: das Staub-

1) Bull. Soc. scienc. Nancy 1904, Sér. III, Tome V, pag. 8.
2) Soc. Bot. Lyon Bull., 2. Sér., Tome VII, pag. 62.

blatt ist ein an der Spitze dreilappiges Blatt, das Konnektiv stellt den Endlappen, die Antheren die Seitenlappen dar.“ Seinen sonstigen Angaben nach hat Garcin allem Anschein nach Siphocoryne-Deformation vor sich gehabt; die Homologien an seinen dreilappigen Staminodien dürften also sicher denen entsprechen, die oben dargestellt wurden.

Übrigens kommen diese stipularähnlichen Seitenlappen unterhalb der Antherenbasis auch bei Pilzcecidien vor. Die Figur, die Molliard (Ann. sc. nat. Bot. VIII. sér., I, 104 pl V., Fig, 7) von den durch Cystopus mißgebildeten Staubblättern der Sinapis arvensis gibt, erinnert stark an unsere Lonicera.

In beiden Fällen liegt darin der Ausdruck einer somatischen Hypertrophie im Staubblatt bei germinaler Schwächung, entspricht also

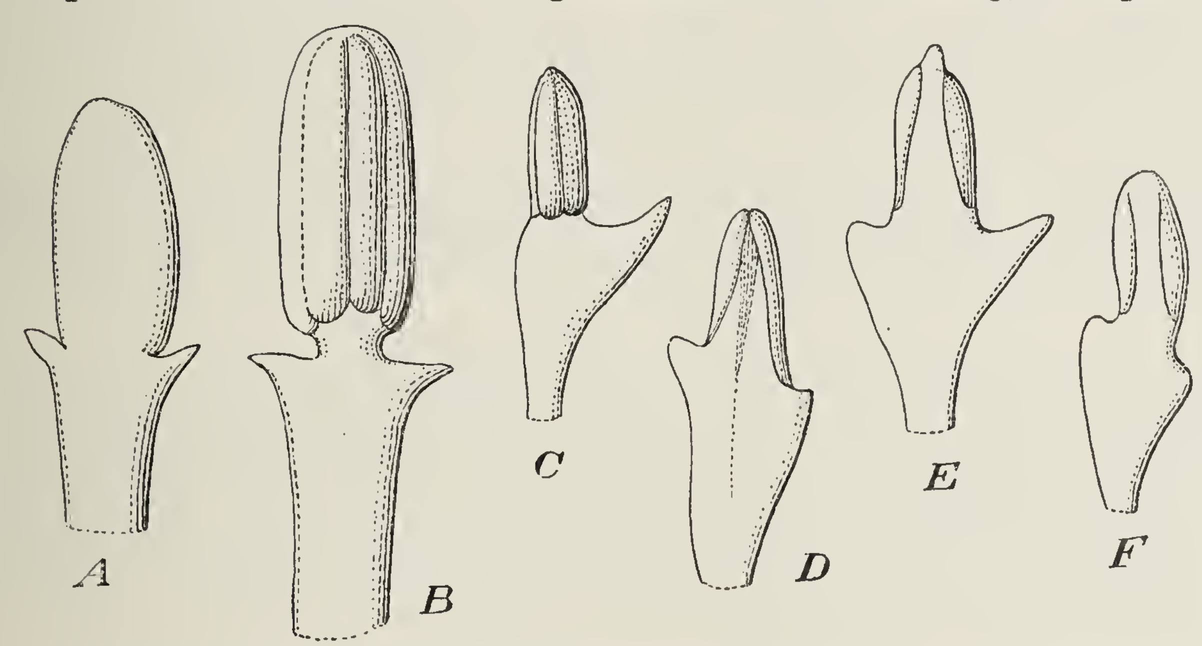


Fig. 5. Staubblätter deformierter Blüten mit seitlicher Ausdehnung des Filamentteiles. *C—F* stammen aus einer einzigen Blüte, deren Korolle 12,5 mm lang war. Vergr. 5.

etwa der oben mitgeteilten Überverlängerung des Funiculus an der Samenlage. Bekanntlich ist auch bei sogenannten normalen Staminodien gerade dieser Form der Sterilisierung nicht ungewöhnlich, ja man kennt sie auch bei anscheinend funktionstüchtigen Staubblättern, wie von Mahonia, Deutzia, Albuca u. a.

Sehr häufig verknüpft sich die beginnende Schwächung der Anthere mit Haarbildung. Die sonst kahlen Staubblätter und Antheren bedecken sich mit Haaren, also genau wie die weiblichen Blätter es tun (vgl. pag. 198). Solche Trichosis ist den Cecidiologen geläufig. Molliard berichtet sie z. B. bei Aphidocecidien von Arabis, bei Phytoptocecidien von Bromus (l. c. pag. 211). Besonders genau aber wiederholt sich die Behaarung der vergrünten Antheren abermals bei der Deformation von Torilis Anthriscus durch Aphis? anthrisci[1]), die

1) Molliard, Ann. scienc. nat. Bot. 1895, Sér. VIII, Tome I, pag. 154, pl. XII, fig. 9.

ja schon im Gynaeceum so starke Übereinstimmung mit der von Lonicera erkennen ließ (vgl. pag. 194).

Die weitere Schwächung der Anthere gibt sich schon äußerlich im Schwinden der Fächer kund. Der Vorgang ist verschieden abge-

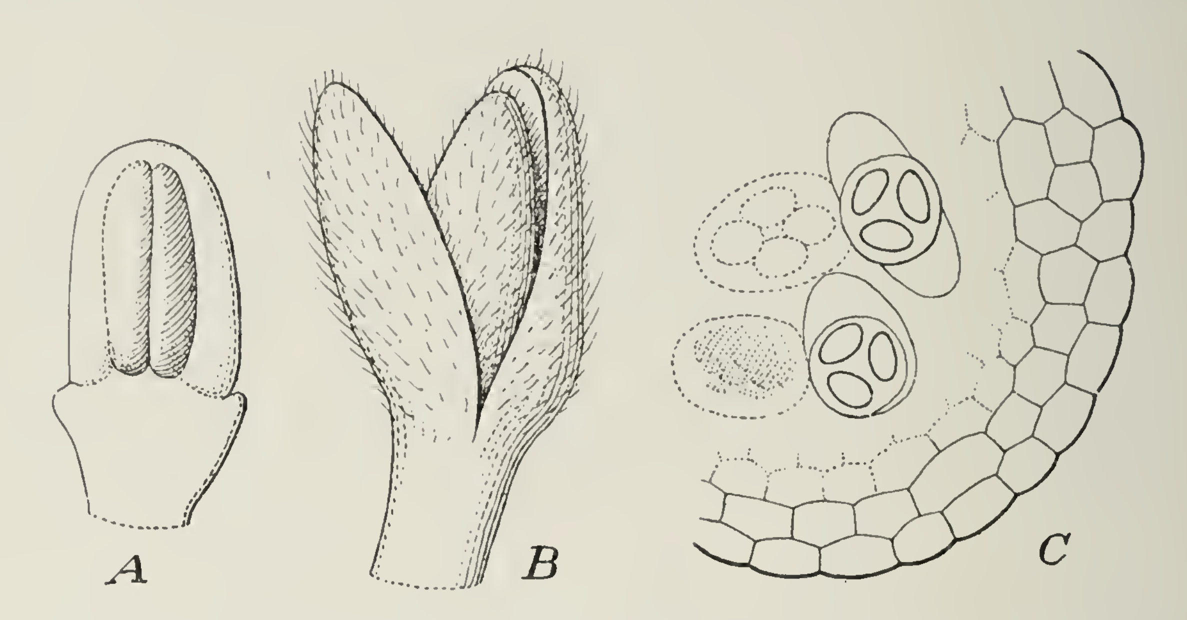


Fig. 6. Blüte von etwa gleichem Deformationsgrad wie Fig. 4, doch etwas älter. *A* Staubblatt. *B* Stylolyse, *C* Teil des Sporangiums im Querschnitt, schematisch. Tetradenteilung vollzogen, aber eine Mutterzelle desorganisiert.

stuft. Oft zeigt eine Anthere ihre Sporangien teils noch normal zur Tetradenteilung gelangt, teils im Archesporium völlig desorganisiert. Der Form nach besteht große Ähnlichkeit mit den Erscheinungen, die bei „normalen" und „hybriden" Sterilisierungen gewöhnlich sind. Figuren, wie sie z. B. Janczewski[1]) von Ribes-Antheren — hybriden und „reinen" — mitteilt, fanden sich oft in meinem Lonicera-Material. Nicht selten kommt es dabei vor, daß die Desorganisation innerhalb des Sporangiums partiell bleibt, indem neben obliterierenden Mutterzellen noch solche liegen, die zu normaler Teilung schreiten (Fig. 6 *C*).

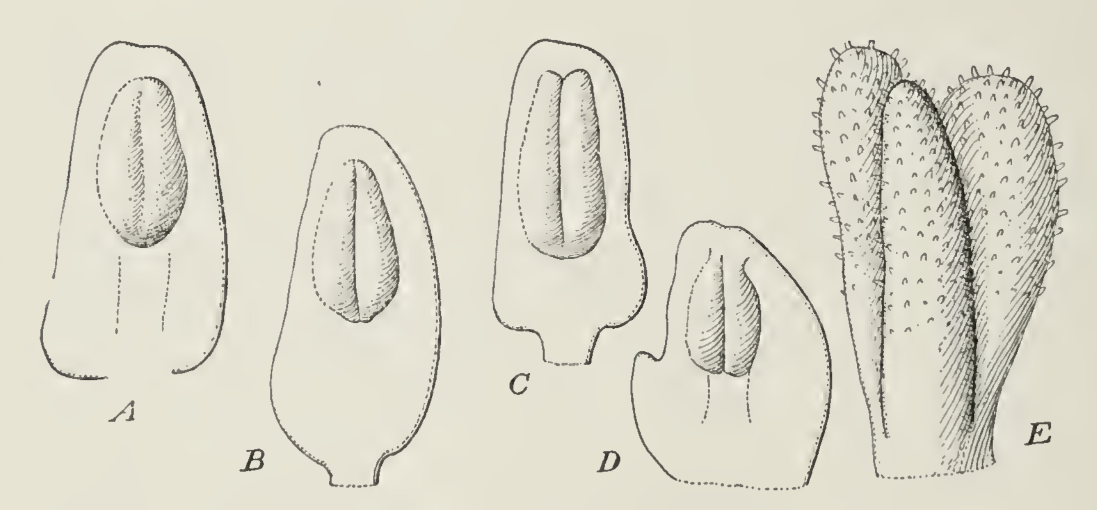


Fig. 7. Deformierte Blüte mit fortgeschrittener Umbildung im Androeceum (*A*—*D*) und Gynaeceum (*E*).

1) Sur les anthères stériles des groseilliers. Bull. Acad. scienc. Cracovie 1908, pl. XXIV.

Fig. 7 stellt einen wiederum fortgeschrittenen Fall dar. Die Gliederung des Staubblattes ist zurückgeblieben, die Lösung der Griffel reicht weiter.

Hat die Infektion früh genug gewirkt, so erscheint der normal stets als einheitlicher Körper angelegte Griffel[1]) von vornherein vollkommen gelöst (Fig. 8 *C*). Dabei bewahren in diesen jüngsten Zuständen die Antherenanlagen noch anscheinend das normale Aussehen (Fig. 8 *A*, *B*).

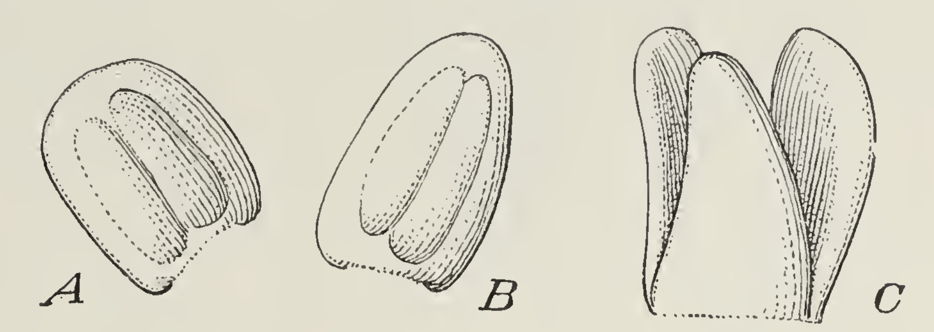


Fig. 8. Aus einer jungen Knospe. *A*, *B* junge Staubblätter. *C* die drei gelösten Griffel.

Wie die Figuren lehren, verhalten sich alle diese Degenerationsvorgänge in denselben Cyclen nicht gleich, ja nicht einmal in denselben Sporangien. Es zeigt sich also auch hier das gleiche wie in Formenkreisen, die „normal" zu Abort geneigte Sexualblätter besitzen[2]).

5. Staminoide Griffel.

Auf die Lösung der Griffel, welche wir eben (Fig. 7 *E*, 8 *C*) wahrnahmen, folgt in vielen Fällen eine sehr eigentümliche Phase, die man mit Vuillemin's[3]) Ausdruck als Androgenie bezeichnen kann und die sich in Antherenbildung an den Griffeln kundgibt.

Ein Ende August 1911 untersuchter Blütenstand von Lonicera Periclymenum ergab folgende Stadien, die Maße in mm:

Blütenwirtel	Korolle	Staubfaden	Anthere	Griffel
α	35	12	7	24, normal
β	33	9,5	6,5	12,5, Stylolyse beginnt (Fig. 9 *A*)
γ	32	9	6	8—9 } Stylolyse fortgeschritten, Androgenie (Fig. 9 *B*, *C*)
δ	29	6	6	10—13 } Stylolyse fortgeschritten, Androgenie (Fig. 9 *B*, *C*)
ε	14	5,5	5,5	11—14, Griffelantheren etwas dorsifix (Fig. 9 *D*)

1) Vgl. dazu, wie überhaupt über die normale Entwicklung der Blüte Payer's Organogénie 1857, pag. 615, pl. 127.

2) Vgl. z. B. J. Familler, Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 133 ff.

3) La castration femelle et l'androgénie parasitaires du Lonicera Periclymenum. Bull. mens. Soc. scienc. Nancy 1904, Sér. III, Tome V, pag. 129—147.

Ein ähnlicher Fall wurde im Knospenzustand untersucht. Der älteste Wirtel der Infloreszenz (Blüten etwa 10 mm lang) befindet sich

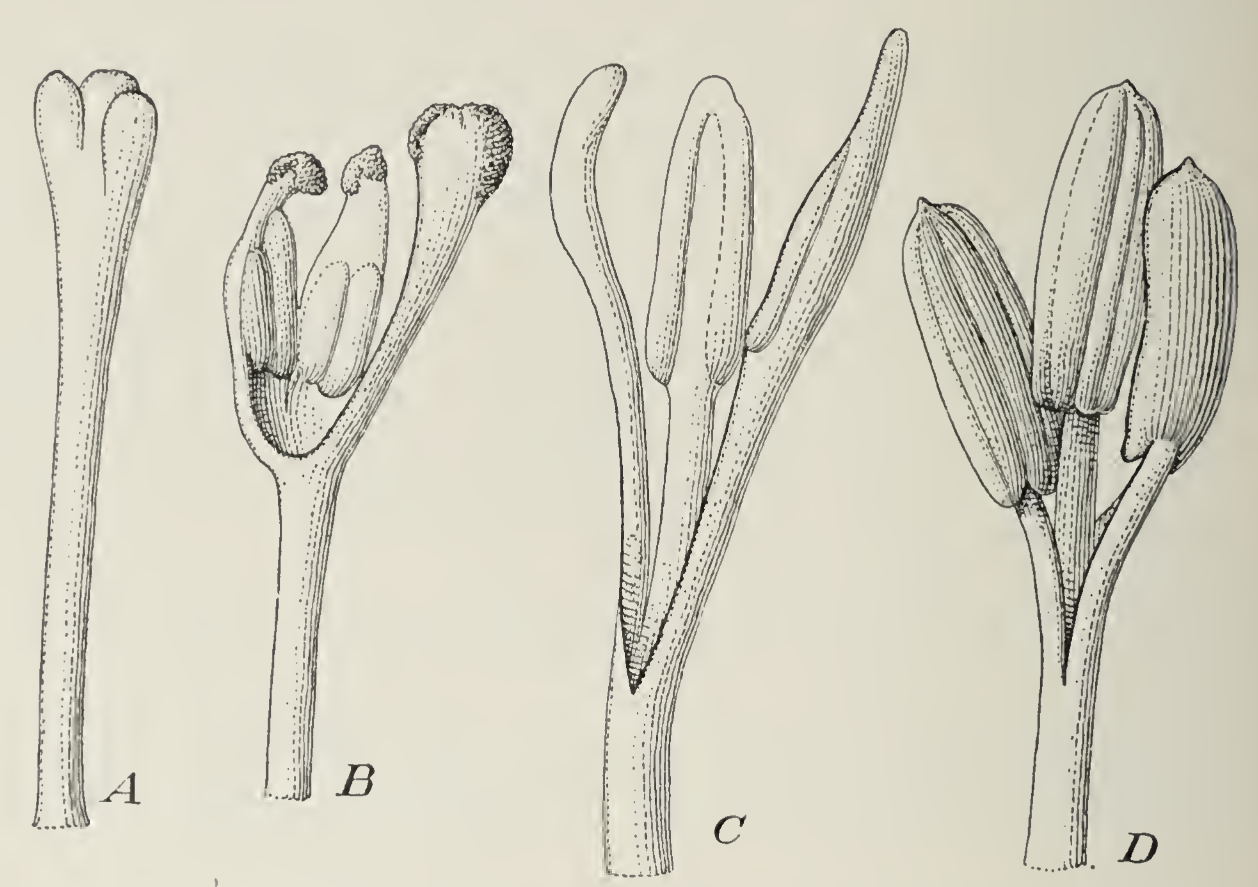


Fig. 9. Bildung staminoider Griffel (vgl. Text). *A* Griffelkomplex des Wirtels β, *B* des Wirtels γ, *C* des Wirtels δ, *D* des Wirtels ε. Vergr. 5.

in dem Stadium völliger Stylolyse. Das äußerste Glied des Gynaeceums (*a*) zeigt drüsige Behaarung wie etwa bei Fig. 7 *E*; das nächst innere (*b*) aber ist staminoid geworden, und an der nächstfolgenden noch winzig kleinen Anlage (*c*) sieht man bereits, daß die Prävalenz des ♂ Faktors durchgreift. Der nächste Quirl (Blüten etwa 8 mm lang, Fig. 10 *B*) zeigt Symptome stärkerer Deformation: das Filament wächst aus, das Konnektiv ist auf der Innenseite behaart, die Griffel verlauben. Der jüngste Quirl endlich bildet auch die Staubblätter stark zurück.

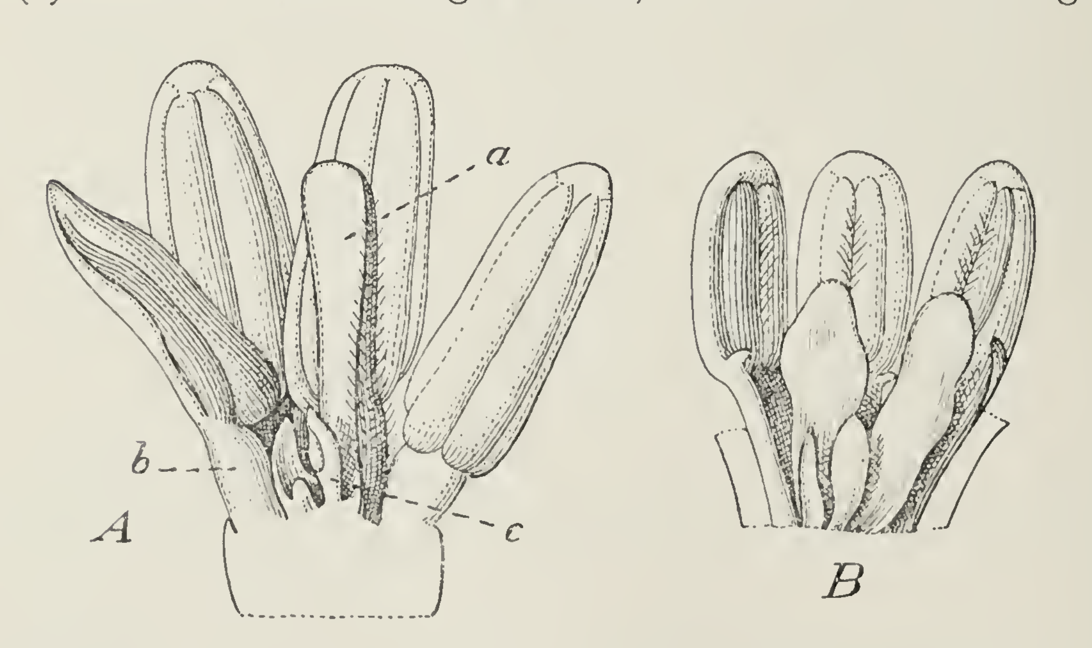


Fig. 10. Junge Knospe einer deformierten Blüte. *A* drei Staubblätter und gelöste Griffel: *a* noch styloid, *b* antheroid, junge Anlage *c* ebenfalls antheroid. *B* stärker deformiert, Griffel alle petaloid. Vergr. 8.

Über die Beziehung dieser staminoiden Griffel zu den benachbarten Phasen des Deformationsprozesses geben zeitlich verfolgte Fälle klare Auskunft.

Lonicera sempervirens. Die Knospe der Terminalinfloreszenz am 9. April 1912 abgeschnitten. Die Lateralknospen am 20. April mit Siphocoryne belegt; am 10. Mai ausgetrieben und mit Läusen dicht besetzt. Am 4. Juni der Lateralzweig untersucht. Drei Blattpaare, alle etwas blaßgrün. Knospen des Blütenstandes 7 mm lang. Ovar 2,5 mm lang. Korolle 4,5 mm lang. Staubblätter in fortgeschrittener Verblattung, die Sporangien teils noch sichtbar, teils völlig geschwunden. Griffel völlig verblattet. In einer Blüte aber, wo die Staubblätter die Sporangien noch deutlich zeigten, zeigen auch die äußeren Griffel noch Andeutungen von Antherenbildung (Fig. 11).

Diese staminoiden Griffel in verschiedenen Stufen der Vollkommenheit sind ein durchaus gewöhnlicher Ausdruck gewisser Phasen der von Siphocoryne veranlaßten Deformation. Als fertige Zustände sind sie schon von französischen Autoren beschrieben worden; ungefähr gleichzeitig, im Jahre 1904, haben Daguillon und Vuillemin davon gehandelt. Der Zustand in unserem Wirtel ε entspricht z. B. dem von Daguillon in Rév. génér. Bot., Tome XVI, pag. 375 in Fig. 54 abgebildeten Falle. Auch fand ich bei Marburg andere von ihm und von Vuillemin beschriebene Erscheinungen: so das Auftreten von zwei oder gar drei ineinander geschachtelten trimeren oder dimeren Kreisen solcher Antherengriffel, die allerdings nach innen zu häufig (nicht immer!) geschwächt erscheinen. So sah ich im Juli 1912 an Sträuchern guten Ernährungszustandes nicht selten Blüten mit zwei trimeren Cyclen solcher staminoider Griffel, welche in ihren basifixen Antheren (morphologisch) völlig normale Pollenkörner erzeugt hatten.

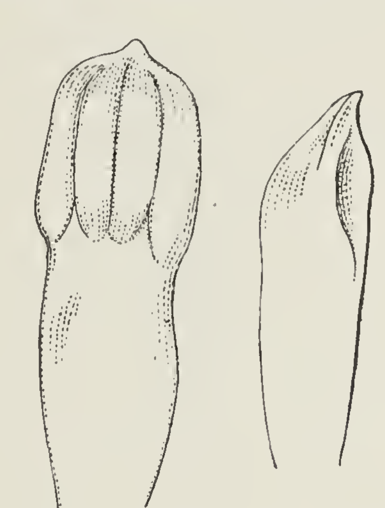


Fig. 11. Äußere Griffel mit Andeutung von Antherenbildung (vgl. Text).

Von diesem vermännlichten Zustande befanden sich besonders zahlreiche Fälle in Vuillemin's Material. Unter seinen 24 Blüten sind (pag. 15) die Griffel: „pollentragend“ bei 13, staminoid doch pollenlos bei 1, petaloid bei 6. Von denselben Blüten besaßen 14 noch einen fünften Kreis, und in diesem sind die Antheren mitunter sogar besser organisiert als im dritten und vierten. Ein bezeichnender Fall derart (pag. 16, pl. I, Fig. 3) zeigte

im dritten Kreis: zwei völlig petaloide Phyllome, drei petaloide Phyllome mit rudimentären Pollenfächern;

im vierten Kreis: drei völlig antherifere Phyllome, aber die Antheren basifix;

im fünften Kreis: eine Anthere dorsifix, eine dorsifix und s-förmig gekrümmt, die zwei anderen klein und durch Pressung gedreht, doch pollenführend.

Die relativ bedeutende Zahl solcher Fälle in seinem nicht sehr umfangreichen Material ließ Vuillemin in dieser „Androgenie" der inneren Kreise einen wesentlichen Zug der ganzen Cecidie erblicken. Der Zustand seiner Objekte verleitete ihn auch, diesen inneren Kreisen allgemein eine einwärts zunehmende Neigung zur „Antheriferie" zuzusprechen. „Die Glieder des fünften Kreises" sagt er (pag. 18), „sind als Staubblätter organisiert; sie sind zwar oft reduziert, haben aber wenig Anlage petaloid zu werden. Und wenn das Wachstum der Achse die Entwicklung von Kreisen noch höherer Ordnung als des fünften erlaubt, so sind diese aus Staubblättern gebildet."

Wir werden sehen, daß dieser Satz nur für gewisse Fälle paßt. In der Regel hat er keine Geltung und trifft keinesfalls das Wesentliche.

Die Androgenie der inneren Kreise ist nur eine Phase in der Morphogenese des Deformationsprozesses. Denn es läßt sich zeigen, daß über dieses staminoide Stadium die Erkrankung zur Sterilisierung weiterführt; und umgekehrt, daß es bei der Gesundung als Rekonvaleszenz-Etappe auftritt. In diesem Zusammenhang wird es uns weiterhin beschäftigen (s. pag. 210 ff.).

Trotzdem behält natürlich gerade diese Phase ihre hohe theoretische Bedeutung. In ihrem Höhepunkt kann die Blüte zu einer (freilich oft nicht völlig ausreifenden) rein ♂ geworden sein. Es ist ein Zustand, wie er z. B. von Giard[1]) bei der Diptere Tipula paludosa geschildert wird, bei der alle von Entomophthora arrenoctona befallenen Individuen äußerlich vollkommen ♂ aussehen. Man wird auch erinnert an das Schicksal des Seesterns Amphiura squamata bei Orthonectiden-Parasitismus; da atrophieren zwar die ♀ Anlagen vollkommen, doch der Hoden entwickelt sich weiter, und sogar stärker als unter normalen Verhältnissen. Eine größere Widerstandskraft der ♂ Potenzen gegen die parasitären Einflüsse ist also da charakteristisch, wie bei unseren Loniceren.

Diese Überlegenheit scheint bei der Siphocoryne-Infektion von L. Periclymenum ganz typisch. Mit ihr hat der Experimentator ein sicheres Mittel in der Hand, in einem Blütenquirl, der normal ausnahmslos weiblich determiniert ist, die Bildung von Keimzellen des anderen Geschlechtes hervorgerufen, d. h. also für die Sporophylle einen

---

1) Vgl. Ch. Julin, La castration parasitaire. Rev. génér. scienc. 1894, Tome V, pag. 601 ff.

Geschlechtswandel herbeizuführen; Bedingung des Erfolges ist nur das geeignete, „kritische" Entwicklungsstadium des zu infizierenden Sprosses. Es gelingt hier also eine normal vollkommen feste Korrelation zu beseitigen; ebenso wie Ustilago violacea die Korrelation beseitigt, welche den Diözismus bei Melandryum album bedingt.

6. Totale Petalodie und Phyllodie.

Bei hinreichend frühzeitiger Infektion entwickeln die Anlagen aller Geschlechtsblätter keine Sporangien mehr, sie bleiben entweder phyllodisch oder erlangen petaloide Ausgestaltung.

Ein sehr junges Stadium solch totaler Sterilisierung gibt Fig. 12. Ältere Stadien zeigen verschiedenes Verhalten. Oft stellt sich im An-

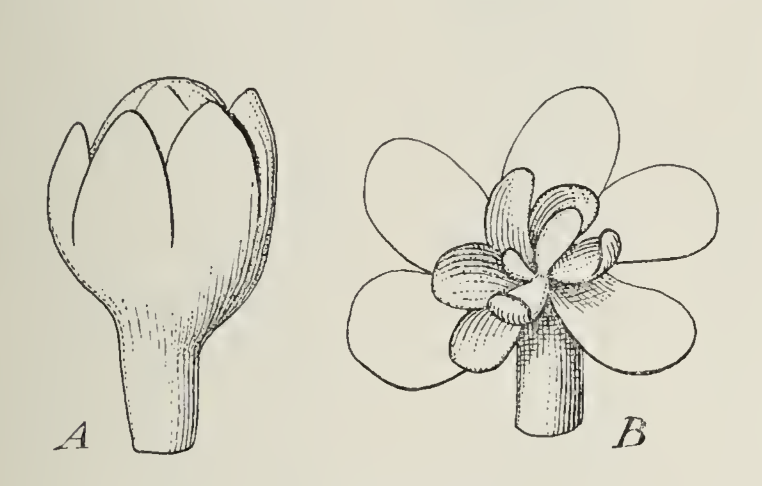


Fig. 12. Junge Knospe. *A* Geschlossen. Von den fünf Kelchblättern vier sichtbar. *B* Dieselbe ausgebreitet. Kelch entfernt. Fünf Blumenblätter, fünf Staubblätter und drei Griffel von ungleicher Größe. Vergr. 11.

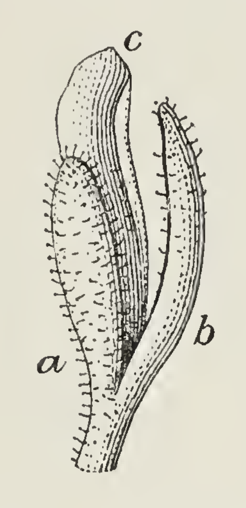


Fig. 13. Petalodisch werdende Griffel. Vergr. $3^1/_2$. (Vgl. Text.)

droeceum wie im Gynaeceum Petalodie ein. Dabei bieten sich, was Vuillemin (l. c. pag. 9) schon erwähnt, wiederum ungleiche Stufen des Vorganges in demselben Kreise. In Fig. 13 ist Blatt *a* dicklich, grün, drüsenreich, *b* dünner, heller, etwas weniger drüsig, *c* länger, am Ende fast petalodisch, weiß, kaum drüsig.

Bei derartiger Richtung der Entwicklung tritt bei Lonicera Periclymenum und L. sempervirens wiederum, wie in der Phase der staminoiden Griffel, am physiologisch inaktiv gewordenen Gynaeceum eine unverkennbare Neigung zur Pleiomerie hervor. Sehr häufig bilden sich mindestens zwei Kreise aus. Die Anlage dazu konnte ich bei ausreichend früher Infektion leicht hervorrufen.

Am 15. Mai 1911 wurden zwei paarige intakte Seitenknospen mit Läusen belegt und durch gleichzeitige Entfernung des Terminalsprosses zur Entwicklung befähigt. Sie trieben aus und behielten an ihren je drei Blattpaaren die Parasiten bis zum Juni. Aus den Blütenständen wurden am 14. Juni die ältesten Blüten, die 1 mm lang waren, untersucht. Die Geschlechtsblätter boten dort das in Fig. 14 *A*

wiedergegebene Bild. Am 28. Juni enthielt eine entsprechend weiter entwickelte Knospe bereits deutlich das dizyklische Gynaeceum (Fig. 14 *B*).

Ältere Stadien (Fig. 15) zeigen die beteiligten Phyllome am Grunde noch styloid verwachsen. Der äußere Kreis ist dreizählig, der innere hat zwei bis drei Blättchen, die gewöhnlich ungleich groß sind, und im ganzen schwächere Entwicklung verraten als der äußere Kreis. Einmal wurde allerdings auch der umgekehrte Fall beobachtet: der äußere erreichte 5 mm, der innere 8 mm Länge. Wie bei gefüllten Blüten[1]) deutet sich also mit diesen innersten Phyllomen ein neu begonnener Carpellkreis an, doch erfolgt gleichzeitig damit schon der Übergang zur völligen Aufgabe der zyklischen Anordnung, zur „medianen Prolifikation", wie sie ja so oft beschrieben ist[1]).



Fig. 14. Fig. 15.

Fig. 14. *A* Junge Knospe, am 14. Juni 1911 untersucht (vgl. Text); Kelch, Krone und 2 Staubblätter entfernt. Griffel gelöst. *B* derselbe Blütenstand, Knospe am 28. Juni untersucht; 6 völlig gelöste Griffelanlagen. Vergr. 80.

Fig. 15. Drei Griffel, phyllodisch; innerhalb davon zwei jüngere. Vergr. 3.

Einen rasch fortschreitenden Prozeß der Petalisierung der Geschlechtssphäre bekundet die in Fig. 16 veranschaulichte Folge der Blüten eines bestimmten Blütenstandes. Man sieht das Schwinden der Sporangien im Staubblatt, seine zunehmende und dann wieder schwindende Behaarung, und entsprechend am Griffelkomplex Behaarung, Lösung und Petalodie.

Phyllome wie bei *D* bilden vollkommen gefüllte Blüten, wie sie die Teratologen von unseren Pflanzen schon da und dort erwähnt haben. Doch wenn Morren[2]) sagt, es käme bei der „immense majorité

---

1) z. B. Viola, vgl. Goebel in Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1886, Bd. XVII, pag. 233.

2) Bull. Acad. Belg. 1850, Tome XVII, 2, pag. 128.

des fleurs“ zu dieser vollkommenen Petalodie, so gilt das nicht zu jeder Zeit und nicht für jeden Ort. An meinen hessischen Standorten ist es geradezu eine Ausnahme, mag aber bei dem milderen Klima in Belgien, oder bei Nancy, wo Vuillemin im September untersuchte, häufiger vorkommen. Es schien nämlich solche weitgehende Petalodie der inneren Kreise bei Marburg durch günstige Witterung des späteren Sommers (feuchtwarmen August) befördert zu werden. Ähnlich also wie bei frostbeschädigten Individuen spätere gute Pflege die Entwicklungshöhe der Anomalien günstig beeinflußt. Klebs[2]) hat die Mannigfaltigkeit der Blütenanomalien auf die so mannigfach abgestuften Konzentrationsverhältnisse der Nährstoffe zurückzuführen versucht. Die Abstufung der Petalodie bei unserer Cecidie scheint mir ein Beispiel solcher Beziehungen zu sein.

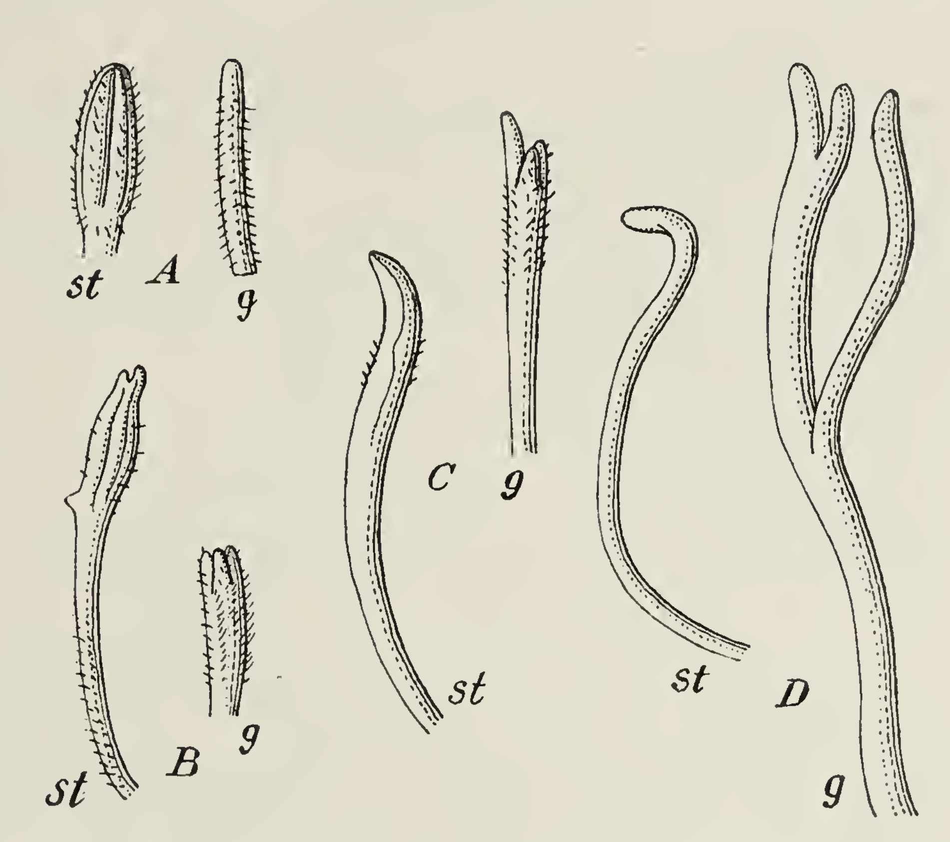


Fig. 16. Staubblatt (*st*) und Griffelkomplex (*g*) bei fortschreitender Petalodie eines infizierten Blütenstandes. *A* die älteste, *D* die jüngste Blüte. Vergr. 2.

Das Gegenstück zu den völlig korollinischen Füllungen bietet die totale Vergrünung, die Phyllodie. Die „Blüte“ besteht dann aus lebhaft grün gefärbten Phyllomen mit deutlich vortretendem Mittelnerv. Ihre Ähnlichkeit mit vegetativen Knospenblättern ist sehr groß. Und es liegt hier einer der vielen Fälle vor, wo es unmöglich wird, zwischen „Phyllomorphie“, wo „echte Blätter die Stelle anderer Organe einnehmen“, und „Vireszenz“, bei der die affizierten Organe nur die grüne Farbe des Laubblattes annehmen, ohne Form und Struktur zu ändern, die von Morren[3]) geforderte Unterscheidung vorzunehmen. Daß es gerade unsere Lonicera war, an der der belgische Teratolog zuerst jene Differenzierung aufstellte, an der er die Vireszenz als „bien distincte“ von der Phyllomorphie zu erkennen glaubte, das ist ein sprechender

1) Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. Halle 1906, Bd. XXV, pag. 117.
2) Bull. Acad. Belg. 1850, Tome XVII, 2, pag. 125 ff.

Beweis für die erhebliche Variationsweite, die hier die Deformation umfaßt.

Übersicht des progressiven Deformationsprozesses.

Mit dem normalen Ablauf verglichen, besteht also die cecidogene progressive Deformation in einem Entwicklungsprozeß, der die Geschlechtsblätter schrittweise desorganisiert. Folgendes Schema erläutere seine Phasen.

Ovarium:	Griffel:	Staubblätter:
Ovarium verlängert	Griffelkomplex verkürzt	
Funiculus verlängert	.	
Embryosack gehemmt	.	
Embryosack geschwunden	Griffel behaart	Staubblätter behaart
Nucellus geschwunden	Griffel ♂ Sporangien	Anthere basifix
Samenanlagen, Plazenten	tragend	Filament auswachsend
und Ovarhöhle behaart	.	.
Samenanlagen, Plazenten	Griffel gelöst	Sporangien verkümmernd
und Ovarhöhle ge-	Griffel phyllodisch	Sporangien geschwunden
schwunden	Griffel petalodisch	Staubblätter phyllodisch
		Staubblätter petalodisch

Diese lineare Darstellung ist nicht imstande, alle Kombinationsmöglichkeiten zu veranschaulichen. Auch ist das zeitliche Zusammenfallen der einzelnen Formen schon deswegen nicht überall das darin angedeutete, weil den einzelnen Kreisen eine bedeutende Selbständigkeit voneinander zukommt. Das synchrone Niveau ist also nicht starr, sondern verschiebbar. Aber im großen und ganzen bestehen die Zusammenhänge, welche das Schema kurz zusammenfassen will.

Es geht daraus hervor, wie abhängig die formativen Erfolge von dem Zustand der Blüte bei Eintritt der Infektion sind. Diese Abhängigkeit, mit anderen Worten die zeitliche Folge der Vorgänge, läßt sich bei künstlicher Infektion mit Deutlichkeit verfolgen. Als Beispiel diene folgender Fall.

Lonicera Periclymenum. Am 29. April 1912 wurde eine kleine Familie von Siphocoryne auf das jugendliche Endstück einer Infloreszenzachse übertragen. Am 6. Mai hatte sie sich etwas vermehrt, am 10. Mai nach einem schwülen, warmen Tage erwies sich die Vermehrung beträchtlicher, alle benachbarten jungen Blätter waren infiziert. Am 4. Juni wurde folgender Befund ermittelt (vgl. Fig. 17). Die schraffierten Blätter sind intakt, die unschraffierten oberseits mit Läusen besetzt gewesen, z. T. noch besetzt und mehr oder minder blaßgrün. Die Blütenteile an den Knospen verhalten sich ungleich je nach dem Alter der Infloreszenz:

Infloreszenz	a (terminal)	b (lateral, untere)	c (lateral, obere)
Ovarium Samenanlagen Korollenröhre „ -zipfel	1,5 mm abortiert 1 mm 2 mm } 4,5 mm	1,6 mm	0,8 mm
Antheren	2 mm, etwas behaart	0,7 mm	0,3 mm
Griffel	2—2,3 mm, lebhaft grün, drüsig, an der Spitze etwas gelöst	gelöst, die Phyllome mehr als 3, z. T. etwas staminoid (Fig. 18)	völlig gelöst, Phyllome völlig blattig

VI. Regressive Deformation der Blütenanlagen.

Die Beobachtung zumal organoider Gallen lehrt, daß nach Aufhören der parasitären Eingriffe auch die formativen Erfolge ausbleiben. Ebenso hat sich gezeigt, daß die „parasitäre Kastration“ der Zoologen mit ihren Folgen nur stattfindet, so lange der Parasit wirkt. Giard hat dies z. B. mit seinem — allerdings unvollständigen — Versuch an Eupagurus Bernhardus durch Phryxus paguri ermittelt.



Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 17. Schema des am 29. April infizierten Sprosses (vgl. Text).

Fig. 18. Griffel der Knospen aus der Infloreszenz *b*; gelöst, mehr als drei, zum Teil staminoid werdend. Vergr. 30.

Da der Umfang der Epidemie bei Lonicera im Ausgang des Frühjahres oder im Sommer gewöhnlich stark abnimmt (pag. 189), so ließ sich erwarten, daß man bei L. Periclymenum mit ihren zahlreichen Sommerinfloreszenzen (pag. 188) den Rekonvaleszenzprozeß werde verfolgen können. Folgende vier Fälle mögen meine Wahrnehmungen darüber illustrieren.

I. Lonicera Periclymenum. 23. August 1910. Dreiästige Infloreszenz (Fig. 19), die terminale Achse a, die paarigen Seitenachsen b, b. Die Blätter der Hauptachse tragen alle Merkmale starker Infektion, sind aber jetzt frei von Läusen. Die Blätter der Seitenachsen zeigen keine Spur von Infektion.

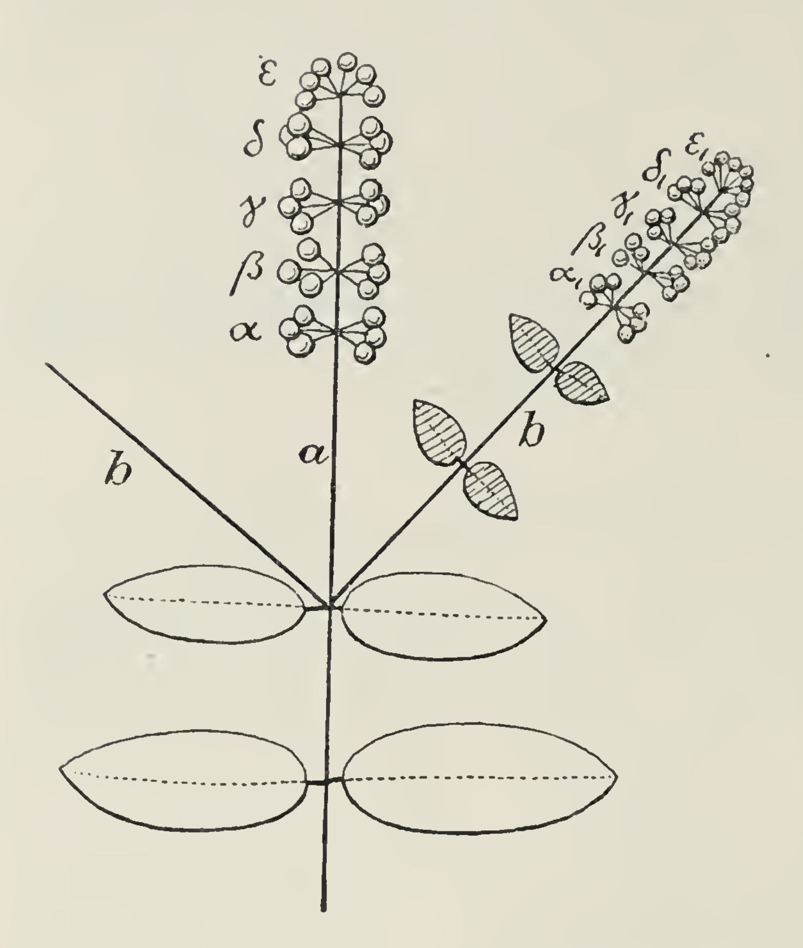


Fig. 19. Schema des Sprosses I, untersucht am 23. August 1910 (vgl. Text). Die schraffierten Blätter sind frei von Läusen und normal grün.

Terminalachse. Älteste Blüten α total vergrünt. Ovarium stielartig, 6 mm lang. Korollenröhre 6 mm lang, Saumabschnitte 10 bis 12 mm lang. Staubblätter oft dreilappig, kapuzenartig, 9—14 mm lang; Griffel den Staubblättern sehr ähnlich, phyllodisch. Die Petala von den Sexualblättern nur durch die $^4/_1$-Verwachsung verschieden.

Bis zum Cymenwirtel δ Staubblätter und Griffel noch durchaus phyllodisch (Fig. 20 *A*, *B*).

Im obersten jüngsten ε zeigen die Staubblätter Anzeichen von Sporogenie, ebenso auch die Griffel (Fig. 20 *C*—*E*).

Lateralachsen. Cymenwirtel α_1: Blüten noch phyllodisch, Anzeichen von Sporogenie treten jedoch auf (Fig. 21 *A*, *B*). Einen ähnlichen Fall stellt Fig. 22 *A*—*C* dar.

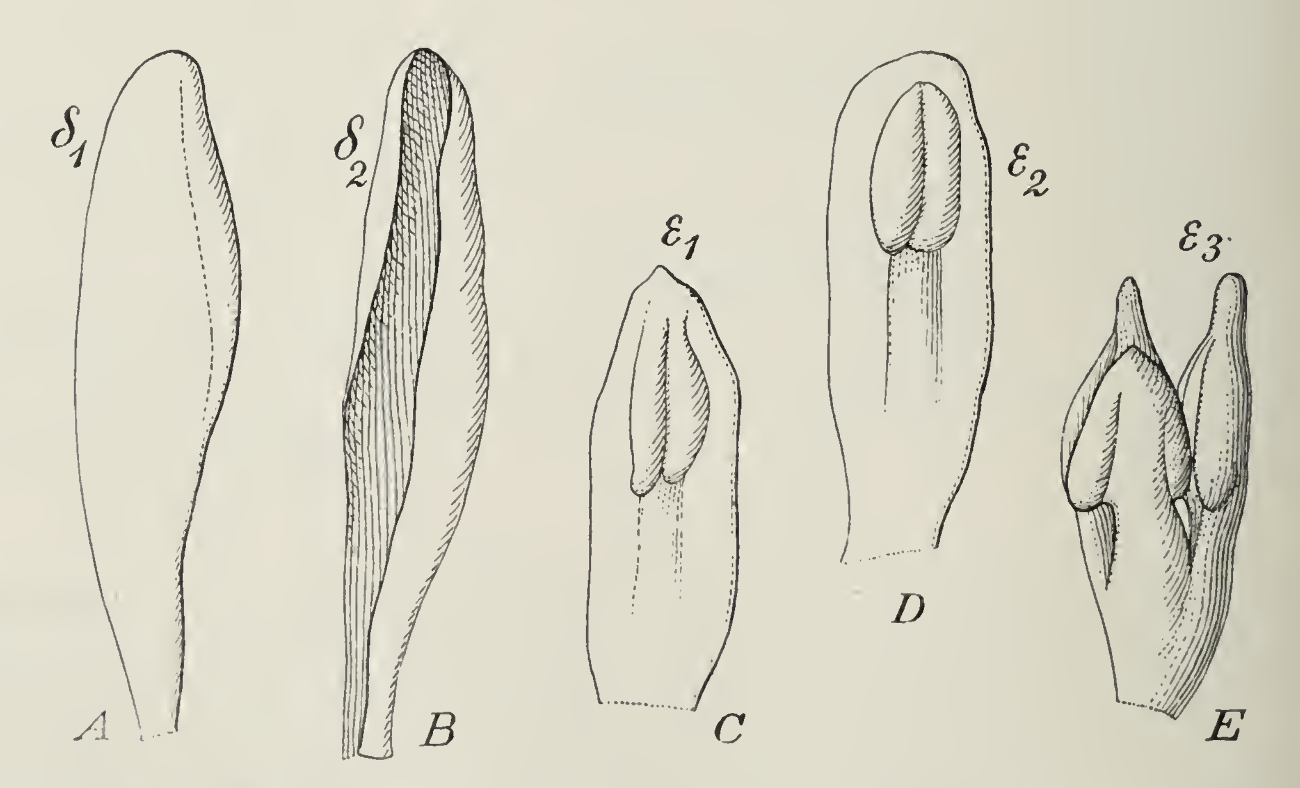


Fig. 20. *A*, *B* zwei phylloide Staubblätter aus dem Wirtel δ. *C*, *D* zwei Staubblätter mit Anzeichen von Sporogenie aus dem Wirtel ε, *E* Griffelkomplex aus demselben Wirtel ε, mit ♂ Sporangien. Vergr. 11.

Cymenwirtel β_1: Sporogenie fortgeschritten. Staubblätter den normalen ähnlicher, die drei Griffel staminoid (Fig. 22 *D*).

Cymenwirtel γ_1 und δ_1 ähnlich β_1. In ε_1 die Staminoidie der Griffel weniger nachweisbar; aber die Anlagen treten noch getrennt auf.

II. Lonicera Periclymenum. 23. August 1910.

Terminalachse. Staubblätter noch basifix, sonst nahezu schon normal (Fig. 23 *A*). Griffel zwei bis vier, ♂ Sporangien tragend (Fig. 23 *B*).

In anderen Blüten (Fig. 24) werden die Griffelantheren sogar dorsifix (Fig. 24 *A*), und es kommt in ihren Sporangien zur Ausbildung der Faserschicht.

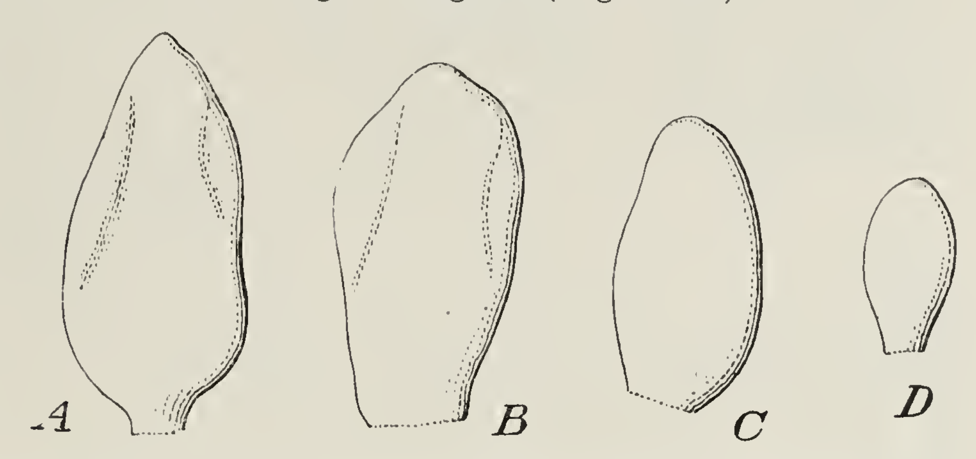


Fig. 21. *A*, *B* Anlagen von Staubblättern einer Blüte des Wirtels α_1. *C* Blatt des äußeren, *D* des inneren Griffelkreises. Vergr. 11.

In noch anderen bleiben die Griffel schon bis auf die Spitzen vereint (Fig. 25), wobei sie in dem konnaten Teile noch die ♂ Sporangien bewahren und bis zur Sonderung der Pollenzellen fortschreiten. Der Durchschnitt eines solchen interessanten „Griffelsynandriums“ (Fig. 25 *B*) zeigt drei Thecae mit sechs Sporangien. Faserverdickung bleibt hier aus.

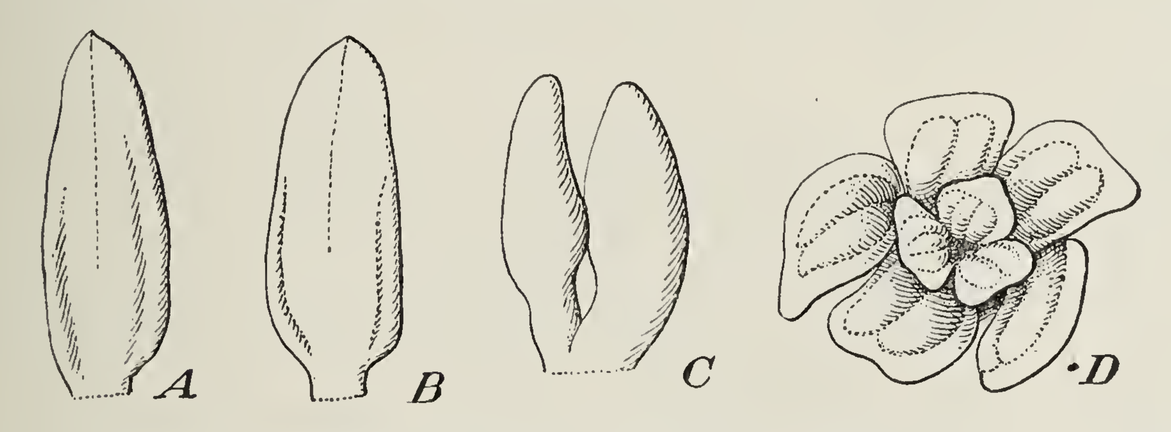


Fig. 22. *A*, *B* junge Staubblattanlagen einer Blüte des Wirtels α_1. *C* Griffelanlagen derselben Blüte. *D* Anlage der fünf Staubblätter und der drei (Staminoid-)Griffel im Wirtel β_1.

Das wesentliche ist, daß diese Gestalten nun in eine Reihe gebracht sind: als Ausdruck verschiedener Phasen eines einheitlichen Prozesses erwiesen sind. Denn dadurch werfen sie Licht auf die ähnlichen Gebilde, wie sie namentlich von Sempervivum und von geschlechtlich umschlagenden Salix öfters beschrieben sind. Vielfach entsprechendes bietet z. B. die von H. Müller (Bot. Zeitg., Bd. XXVI, [1868], pag. 843—845, Taf. XIII B) dargestellte Umbildung der Karpelle von Salix cinerea. Da vollzieht sich die Abnahme des stigmatösen Charakters und die Zunahme der Pollenbildung unter gleichen Formen, und zwar in manchen Kätzchen ebenfalls progressiv. Bei derselben

Spezies, wie auch bei Salix aurita und cinerea, beobachtete dann O. v. Seemen[1]) eine ähnliche Vermännlichung der ♀ Kätzchen. Unter

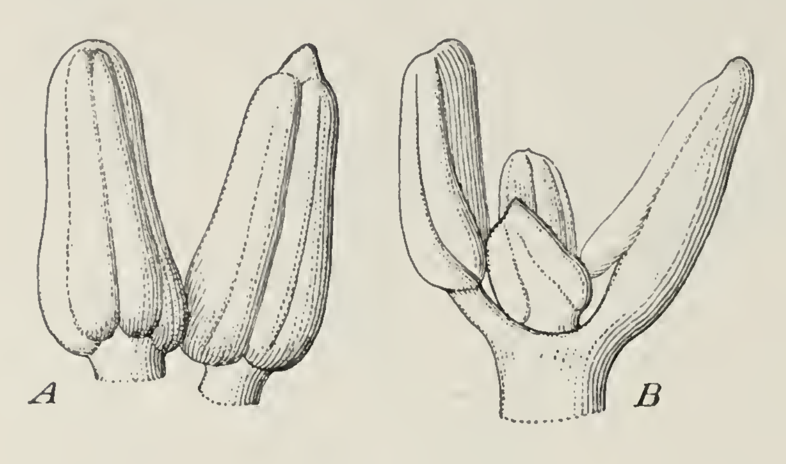


Fig. 23.

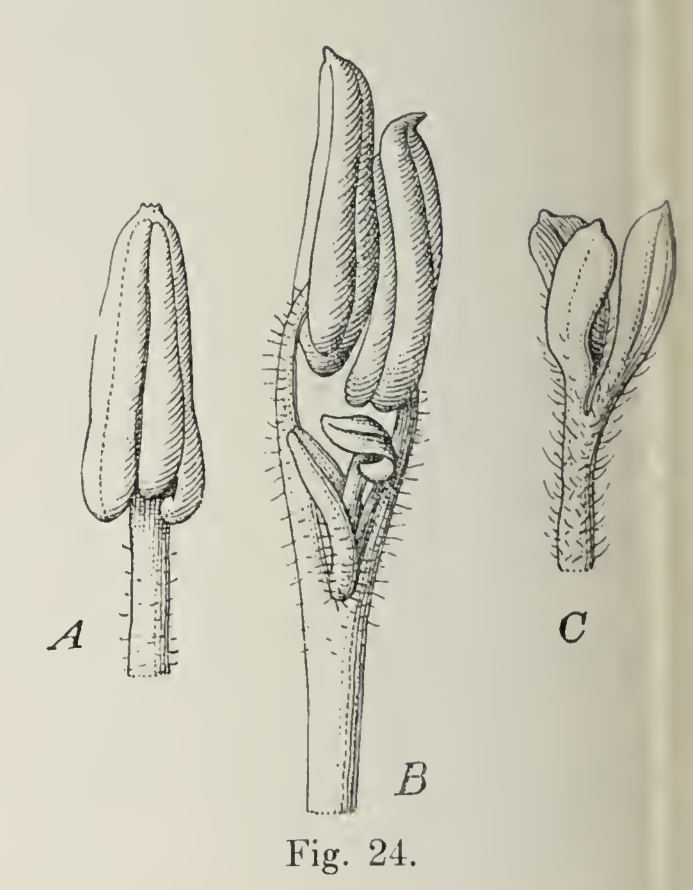


Fig. 24.

Fig. 23. Lonicera Periclymenum II, 23. Aug. 1910. Blüte von der Terminalachse. *A* Staubblätter. *B* Griffelkomplex, zwei ältere, teilweise mit ♂ Sporangien, zwei jüngere. Vergr. 8.

Fig. 24. Lonicera Periclymenum II, 23. Aug. 1910. Blüte von der Terminalachse. *A* Staubblatt. *B*, *C* Komplex der Staminoidgriffel. Vergr. 3.

den Figuren, die er davon gibt, findet man unter 6 *d*, 7 *d*, 9 *e* überraschende Seitenstücke zu unserer Fig. 25 *A*. Und die Wiederholung derselben bei Salix fragilis[2]) zeigt die weite Geltung des Vorgangs bei den Weiden.

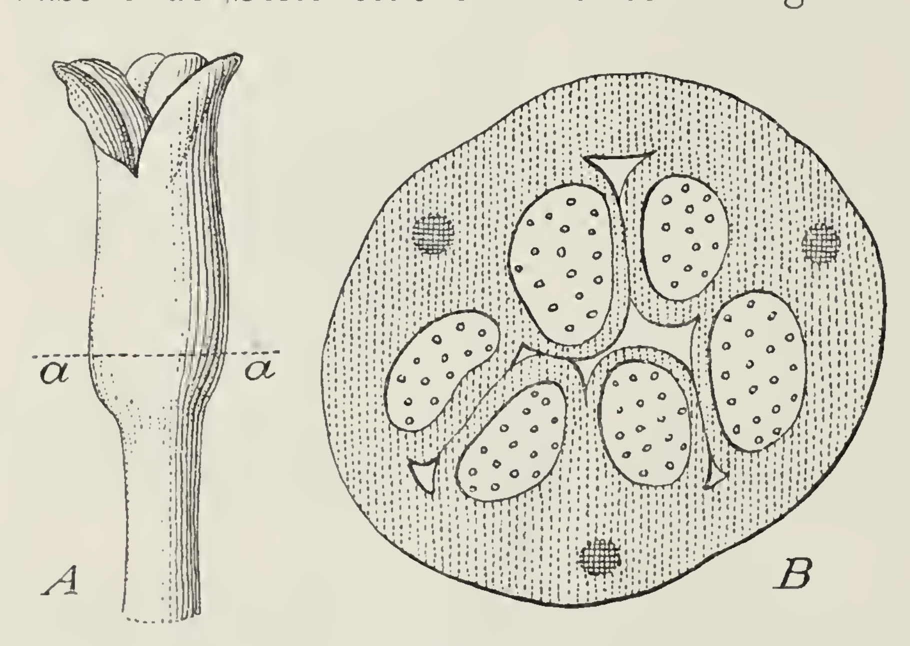


Fig. 25. *A* Staminoidgriffel hoch verwachsen. Vergr. 4. *B* Querschnitt durch den verwachsenen Teil bei *a—a*; schematisch, Mikrosporen nur angedeutet. Vergr. 30.

Die Samenanlagen sind hier anfangs offenbar noch nicht so weit reduziert wie bei Lonicera. Ob sie jemals normal sind, wird nicht mitgeteilt, dagegen für die fortgeschrittensten Fälle von Staminodie, bei denen einzelne Antheren sich bereits öffnen, erwähnt, „unterhalb der Staubbeutel ist hier und da noch ein Eirudiment zu finden" [3]).

---

1) Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1886, Bd. XXVIII, Taf. I.
2) W. Zimmermann in Kneucker's Allgem. bot. Zeitschr. 1911, pag. 55.
3) H. Müller, l. c. pag. 844.

Insofern wird man an die viel weniger regelmäßige Antheriferie der Carpelle erinnert, die Cavara[1]) von Lonicera punicea beschrieben hat. Er bildet pollenerzeugende Komplexe nicht nur in der Griffelzone ab, sondern auch in den oberen Teilen der Fruchtknotenhöhle, wo sie ein „perturbamento generale" anrichten; gleichzeitig sind dort stets noch Samenanlagen mindestens in Anlage nachweisbar. Das gilt auch von den bekannten Karpid-Antheren bei Sempervivum, die Klebs vor wenigen Jahren noch[2]) in so mannigfaltigen Formen beschrieben hat

Ob die geschlechtswandelnde Anomalie bei Salix, wie de Vries[3]) unter Berufung auf Wichura und Kerner angiebt, „fast ausschließlich auf Bastarde beschränkt und bei reinen Weidenarten äußerst selten" ist, auch ob sie „vererbt" ist, bedarf der Untersuchung. Ein Weidenkenner wie O. v. Seemen, ebenso H. Müller und W. Zimmermann glaubten jedenfalls in der großen Mehrzahl der Fälle reine Arten vor sich zu haben, als sie jene Mißbildungen beobachteten.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zu unserer regressiven Deformation zurück und wenden uns zu den Lateralachsen der pag. 211 beschriebenen Infloreszenz II.

Lateralachsen. In manchen älteren Blüten werden die Griffel bereits zum Teil stigmatös (Fig. 26).

In jüngeren vollends sind die Staubblätter normal, die Griffel ohne Spur von Androgenie, wenn auch noch an der Spitze klaffend.

Zuletzt tritt im Ovarium die Bildung von Samenanlagen ein, und der Griffel erreicht die Normalform.

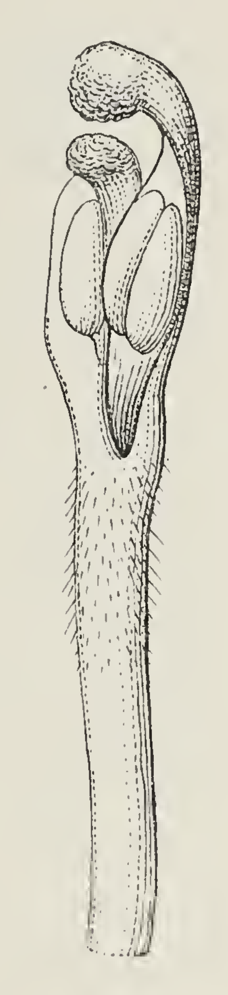


Fig. 26. Griffel oben halb anthero-id, halb stigmatoid. Vergr. 11.

III. Lonicera Periclymenum. 27. August 1910. Ähnlich wie II. Stark infiziert gewesener, jetzt aphidenfreier Zweig.

Terminalachse. Die unteren Blüten zeigen den Übergang von Petalodie zur Antheriferie, die mittleren totale Antheriferie auch an den Griffeln, die obersten lassen diese Griffel an der Spitze bereits teilweise stigmatös werden.

Lateralachsen. Einfache Stylolyse, einige Griffel schon normal.

Solche Prozesse wurden mitunter auch frühzeitiger im Jahre, z. B. am 8. Juli 1912 festgestellt:

---

1) N. Giorn. Bot. Ital. 1886, Vol. XVIII, tav. IV.

2) Über künstliche Metamorphosen. Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. Halle 1906, Bd. XXV, S.-A., pag. 50—54, Fig. 13—15.

3) Mutationstheorie 1903, Bd. II, pag. 17.

IV. Lonicera Periclymenum. Kräftiger Infloreszenzzweig, Terminalinfloreszenz nicht ausgebildet, dagegen zwei ältere, *a*, und zwei jüngere Lateralzweige, *b*, fertil, mit je zwei bis drei Paaren infiziert gewesenen, jetzt verlassenen Blattpaaren.

Infloreszenz *a*, aufgeblüht.

a, unterer Wirtel *α*. Ovar drehrund, 6—7 mm lang, Korolle 22 mm, gelblichweiß. Androeceum und Gynoeceum völlig petalodisch.

a, Wirtel *β*. Etwa wie *α*.

a, Wirtel *γ*. An den Staubblattpetaloden Andeutungen von Sporangien.

Infloreszenz *b*, noch Knospenzustand.

b, *α* Staubblätter noch petalodisch, aber die Antheren deutlicher.

b, *γ* Antheren der Staubblätter schon fast normal, basifix, kahl. Griffel drei größere und zwei bis mehr kleinere, petalodisch, behaart.

b, *δ* Ovar 3,5 mm. Korolle 6 mm, grün. Staubfäden 1,5 mm, Antheren normal, etwas dorsifix, 3,5 mm lang, kahl. Griffel 1 mm lang verwachsen, antherifer, Anthere 2,5 mm lang (etwa wie in Fig. 10 *D*).

Es bedarf der Erwähnung, daß von derartigen Mustern auch Abweichungen, ja scheinbare Ausnahmen in der Natur beobachtet werden. Soweit sie nicht auf irrtümlichen Annahmen über das relative Alter der untersuchten Teile zurückgehen, beruhen sie gewöhnlich auf Oszillationen des parasitären Faktors. Sicherheit bietet daher nur die gegenaue Kontrolle und Registrierung der Vorgänge innerhalb eines bestimmten Infektionsherdes, wie sie für die unter I—IV aufgeführten Fälle geübt wurden.

Dann läßt sich ein Ablauf wie in diesen Beispielen bei Lonicera Periclymenum häufig beobachten. In der Terminalachse führt die Erkrankung rasch über Stylolyse zur Petalodie, in den Lateralachsen tritt wieder Genesung und Normalform ein. Diese Tatsachen sind natürlich von besonderer Wichtigkeit für die Ätiologie des ganzen Prozesses. Sie zeigen, daß irgendeine dauernde Beeinflussung des Plasmas nicht stattfindet, daß also auch hier anscheinend tiefgehende formative Erfolge bei innerlich intaktem Plasma eintreten können[1]).

VII. Ursachen der Deformation.

Die parasitische Tätigkeit der Siphocoryne geht während der kritischen Periode des Jahres, in den Frühlingsmonaten, von der Oberseite der Laubblätter aus. Diese ist, als die innere der Knospen-

---

1) Vgl. Beyerinck, Über das Cecidium von Nematus Capreae auf Salix amygdalina. Bot. Zeitg. 1888, Bd. XLVI, pag. 7 ff.

lage, die anfangs zartere und daher wohl dem Einstich des Tieres leichter zugängliche. An späteren (vegetativen) Trieben sind umgekehrt die jungen Blätter oft nach außen umgerollt, da liegt die Unterseite nach innen, und dann trifft man Siphocoryne auch unterseits an. Doch kommt das für die deformierten Blütenzweige nur selten in Betracht.

An ihnen ist es, wie gesagt, die obere Blattseite, wo die Gewebselemente die erheblichsten Störungen und Hemmungen erfahren: die Epidermis bleibt dort dimensional beengter, die Pallisadenschicht niedriger. In stärkeren Fällen zeigt die Abblassung der Chloroplasten die durch Licht- und Stoffentzug komplexen Wirkungen des Parasiten. Da die Unterseite weniger leidet, wird sie zur konvexen, ihre Fläche gelangt mehr nach außen, es wird also die Verdunstung vielleicht stärker sein als im normalen Blatt.

Siphocoryne xylostei entnimmt ihre Nahrung unmittelbar dem Leitbündel: die Einstichstellen liegen stets auf einem der stärkeren oder feineren Nerven. Da ihre Eingriffe schon im jugendlichen Zustande des Blattes beginnen, so ist klar, daß der aufsteigende (zugleich den Infloreszenzen zuströmende) Saft die stärkste Modifikation erleiden muß.

Dadurch beschränkt sich die Wirkungssphäre des Parasiten nicht auf den engsten Ort der Infektion [1]). Vielmehr reicht sie von dort weiter auf die jüngeren Bezirke des Sprosses. Bei mehreren Periclymenum-Arten sind die Knospen im kritischen Stadium von außen überhaupt noch unzugänglich, da sie von den älteren Blüten und ihren eigenen Deck- und Vorblättern dicht abgeschlossen sind. Schon aus diesem Grunde ist eine frühe Einzelinfektion, wie sie bei Peyritsch's Cruciferen und Valerianen vielleicht stattfand, bei manchen Lonicera gar nicht möglich. Auch ist die regelmäßige Ontogenese der Deformation innerhalb der Infloreszenz nur unter einer allgemein auf sie wirkenden Bedingung denkbar. Man vergleiche, wie sich Sinapis arvensis bei Cystopus-Infektion verhält: wenn das Myzel von der Achse her gleichmäßig jugendliche Blüten angreift, beherrscht eine große Regelmäßigkeit die Deformation; bei Individualinfektion der einzelnen Blüten dagegen zeigt sich eine große Vielseitigkeit des Resultats [2]). Ihrer Mehrzahl nach also gehören die aphidogenen Deformationen an Lonicera zu den auf Fernwirkung beruhenden Mißbildungen, einer

1) Dafür liefert ein schönes Beispiel die Hormomyia tanaceticola-Galle, die Molliard, l. c. pag. 185 beschreibt.
2) Vgl. Molliard, l. c. pag. 100, 101.

Klasse, die sich von den übrigen später vielleicht schärfer sondern lassen wird.

Dies ist das rein Tatsächliche, welches zur Ätiologie unserer Deformation beigebracht werden kann. Über die näheren Umstände sind nur gewisse Annahmen zu erörtern. Die einzige bisher geäußerte Ansicht, die hergehört, stammt von Guéguen und Heim. Es ist nur ein kurzer Abriß ihres Gedankenganges, den sie veröffentlicht haben[1]). Danach wollen sie überwiegend positive Wirkungen der Infektion annehmen. Die Läuse veranlassen einen gesteigerten Verbrauch des Nährsaftes. „Daher stellt sich eine gesteigerte Saftzufuhr ein in den Infloreszenzen, die am Scheitel noch in der Entwicklung begriffen sind. Das plötzliche Verschwinden des verbrauchenden Parasiten stört plötzlich die Gleichgewichtslage, die sich zwischen Verbrauch und Zufuhr der Nährsäfte hergestellt hatte, die Störung vollzieht sich zugunsten der Zufuhr: und so erklärt sich durch einen teratogenen, allmählichen, mittelbaren und auf Entfernung wirkenden Einfluß eine ganze Reihe von Verdoppelungen, Phyllodien, Petalisationen, Synanthien, die der Reihe nach alle Blütenquirle erfassen."

Diese Vorstellung konnte nur entstehen, weil man auf die Entwicklungsvorgänge nicht achtete. Denn Phyllodie, Synanthie usw. sind fast stets in der Anlage schon lange vorhanden, bevor jenes „plötzliche Verschwinden" der Parasiten stattfindet. Das Wesentliche also übersieht die Theorie, und rechnet mit Zusammenhängen, die gar nicht vorliegen.

Auch das Eingreifen irgendeines formativ wirkenden Exkretes des Parasiten ist nicht bemerkbar. Guéguen und Heim reden zwar von einer „diastase stimulante", haben sie aber nicht nachgewiesen, sondern nur vorausgesetzt. Was Büsgen[2]) über Aphidinen-Exkretionen gefunden hat, spricht andererseits durchaus dagegen, daß sie den Stoffwechsel des Wirtes tiefer beeinflussen. Bei Lonicera zeigt sich, wie gesagt, in den morphotischen Reaktionen nicht ein einziges Merkmal, das den Eintritt fremder Substanzen andeutete oder ihre Annahme verlangte.

Soweit sich schätzen läßt, führt hier die parasitische Betätigung der Aphidine unmittelbar zu einem Verlust an Assimilaten, mittelbar

---

1) Compt. rend. Assoc. Franc. avanc. scienc., 30me Sess., Paris 1901, Tome I, pag. 330, 331.

2) Der Honigtau, pag. 43 ff. Jena 1891.

zu einer Schwächung der C-Assimilation, möglicherweise — durch Transpirationssteigerung — zu einer Beschleunigung des Wasser- und Nährsalzstromes. Das Gesamtverhältnis ist also zu ungunsten der Assimilate verschoben. Es sind die Bedingungen vorhanden, welche nach den vorliegenden Erfahrungen die vegetativen Bildungsvorgänge befördern, die generativen hemmen, und welche den meisten sichergestellten Befunden nach die ♀ Sphäre früher benachteiligen als die ♂.

Der tatsächliche Ablauf der Deformation scheint das Vorhandensein jenes Bedingungskomplexes zu bestätigen.

Einmal nämlich leidet sicher das Generative zuerst. Bei unseren Geisblattcecidien ist häufig sexuelle Reduktion nachweisbar, ohne daß die vorangegangenen Quirle der Blütenhülle irgendeine wesentliche Mißbildung erfahren, während das umgekehrte nie beobachtet wird: man sieht nie Kelch oder Krone beeinträchtigt, ohne daß sich Sterilität mindestens im Beginn fände. Da aber die Infektionswirkung unter Umständen regressive Tendenz hat (s. pag. 209), und die Blütenhülle frühzeitiger angelegt wird, so müßte das der Fall sein, wären eben nicht die generativen Elemente die empfindlicheren.

Zweitens ist es nun der Annahme entsprechend wirklich die weibliche Sphäre, welche ein größeres Maß dieser Empfindlichkeit beweist und stets die ersten Entwicklungsstörungen erkennen läßt. Denn der zeitliche Entwicklungsabstand zwischen den ♀ und ♂ Homologen ist so gering, daß sich darauf die so häufige Beeinträchtigung des Gynaeceums bei normaler Beschaffenheit des Androeceums nicht zurückführen läßt. Vielmehr sehen wir, die in der ♀ Sphäre keimvernichtende Kraft wirkt nicht immer zugleich in der ♂ ebenso zerstörend. Ja, sie kann sie sogar korrelativ stärken, dann entstehen ♂ Komplexe an den Fruchtblattanlagen. Oder wenigstens, es finden dort die vorher latenten ♂ Potenzen keine ♀ Gegner mehr, die ihnen beim normalen Ablauf im Gynaeceum überlegen sind. Ob sie dabei ihrerseits wirklich — auch germinal — vollwertig sind, ob nicht in ihnen ebenfalls schon Schädigungsprozesse begonnen haben, das ist eine andere Frage, die hier unerledigt bleiben mag. Eine Verschiebung der Kräfte ist jedenfalls unbestreitbar. Und für die ernährungsphysiologische Bedingtheit dieses sexuellen Kraftwechsels, in dem Sinne, wie wir oben annahmen, spricht wohl das Ergebnis von Kulturen, das Klebs bei seinen Sempervivum-Versuchen beobachtete [1]). Er erhielt antherifere Karpelle besonders

1) Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organ. 1907, Bd. XXIV, pag. 85.

„bei den kleinen Stecklingen mit sehr reichlichem Wasser- und Nährsalzzufluß, und unter Umständen im roten Häuschen infolge Schwächung des Lichtes".

Daß gleichzeitig eine Steigerung der vegetativen Potenzen auch bei der Lonicera-Blüte sehr wohl eintreten kann, beweisen die zahlreichen petalodischen Erscheinungen und die Vorgänge, die zur Füllung führen.

VIII. Normale Organbildung und Deformation.

Was das Verhältnis von „Normalem" zur Deformation angeht, so trifft unsere Betrachtung überein mit der Anschauung Goebel's, wie er sie z. B. in der „Organographie", pag. 153 ausspricht: „was bei einer Pflanze das Normale ist, werden wir bei einer anderen als anormal zu bezeichnen oft nicht anstehen." Es ist dies ein Satz, der auch umgekehrt seine volle Berechtigung behalten muß, wenn er von richtigen Prinzipien ausgeht.

Die normale Organbildung durchläuft zahlreiche Stufen. Jede Stufe steht unter besonderen Bedingungen. Die Folge der Stufen ist fest geregelt für den normalen Ablauf, ebenso also die der Formen — wir sagen „durch Korrelation". Aber innerhalb gewisser Schranken, die teils z. B. alle Angiospermen umfassen, teils ihren systematischen Verbänden höherer und niederer Ordnung spezifisch zukommen, gilt eine bestimmte Korrelation nur für eine bestimmte Art. Bei verschiedenen Arten sind jene Bedingungen und jene Folgen nicht gleich. Bedingungen, die der einen Ontogenie fremd sind, sind bei einer anderen normal. Somit können auch Formen, die der einen Ontogenie fremd sind, bei einer anderen als normal erscheinen. Und Abweichungen der Bedingungen einer Normalfolge können infolgedessen der Normalen anderer Spezies gleich werden.

Von den einzelnen Deformationsphasen bei den Arten von Lonicera Subgen. Periclymenum treten in der Tat nicht wenige in ihrer Verwandtschaft als normale und definitive Gestaltungen auf. Und noch viel häufiger sind sie in anderen Gruppen der Angiospermen als solche anzutreffen.

Die schwache Färbung der Korolle, das Ausbleiben des Anthocyans ist bei vielen Lonicera normal: z. B. L. parvifolia mit weißer, L. Glehnii mit gelbgrüner Blüte. Die geringe Tubuslänge tritt sehr häufig in der Untergattung Chamaecerasus auf; aber auch unter den Periclymenum hat beispielsweise L. hispidula einen relativ

kurzen Tubus. Die Abstufung der Zygomorphie umfaßt einen weiten Spielraum. Der Saum von L. sempervirens selbst und der meisten übrigen Phenianthi ist nur wenig zygomorph, die Sekt. Isoxylosteum ist geradezu durch Aktinomorphie gekennzeichnet; an manchen Stellen ist das Merkmal so labil, daß es nicht einmal für die Umgrenzung kleinerer Verbände brauchbar ist.

Behaarte Staubblätter gibt es schon bei den Arten der Untergattung Periclymenum; bei Chamaecerasus finden sie sich oft sehr typisch (z. B. L. alpigena, L. iberica, L. Tschonoskii). Auch auf die Anthere greift die Behaarung über z. B. bei L. chrysantha. — Daß übrigens Trichosis bei vielen „normalen" Staminodien eintritt, ist bekannt (z. B. Verbascum, Pentastemon). — „Zahn"bildung an Filamenten ist gleichfalls bei sterilen und fertilen Staubblättern verbreitet; einige Fälle wurden schon oben angeführt (s. pag. 199). Das gleiche gilt natürlich von der Basifixie der Antheren.

Kurze Griffel, und zwar nicht etwa als Merkmal von Blütendimorphismus, sind bei Lonicera durchaus verbreitet; doch fehlt es mir an Material, um das Verhalten der Arten der Untergattung Periclymenum in dieser Hinsicht hinreichend zu vergleichen. Bei Chamaecerasus faßt Rehder als Microstylae eine Reihe von asiatischen Arten zusammen, bei denen der Griffel nur halb so lang als der Tubus wird; auch bei L. mexicana ist der Griffel sehr kurz. Behaarung am Griffel ist noch häufiger als an den Staubblättern; sie kommt schon in Untergattung Periclymenum bei einzelnen Arten vor (z. B. L. glaucescens, L. Sullivantii, L. implexa), sehr verbreitet ist sie bei Chamaecerasus. Dagegen ist mir Lösung der Griffel bei Lonicera als Norm nicht bekannt, überhaupt neigen die Lonicereae normalerweise nicht dazu, mit Ausnahme von Microsplenium, die der Beschreibung nach einen zweispaltigen Griffel besitzt. Wohl aber ist jene Lösung bei Viburnum und Sambucus typisch.

Schließlich bedarf die „Androgenie", das Vorkommen staminoider Griffel, der Besprechung im Hinblick auf etwaige „normale" Vorkommnisse. Die nähere Verwandtschaft von Lonicera verspricht dabei geringe Ausbeute, weil sie eine sehr feste sexuelle Ordnung, einen strengen Hermaphroditismus besitzt. Verfolgt man aber die „Androgenie" bei anderen Gruppen, so lassen sich doch gewisse Vorstellungen entwickeln.

Wenn Karpidanlagen zu Staubblättern werden oder umgekehrt, so beruht dies interessante Phänomen auf sexuellem Kraftwechsel. Ein solcher kann sich in sehr wechselnden Formen vollziehen, aber sie

scheinen bei den Phanerogamen in stets gleichartiger Stufenfolge wiederzukehren. Die vielen Belege dafür, die man der teratologischen Literatur entnehmen kann, will ich hier nicht zusammenstellen. Es soll genügen, auf die nächsten Parallelen zu dem Fall von Lonicera hinzudeuten, den Wandel weiblicher Anlage zu männlicher Bildung. Er kann erfolgen im ganzen Komplex der Sporophylle, im Einzelsporophyll oder im einzelnen Sporangium. Wenn er im ganzen Sporophyllkomplex eintritt, so wird die ⚥ Blüte zunächst morphologisch rein ♂, wie z. B. bei monströsen Petunien[1]), oder bei der „Verbildung" des Allium Schoenoprasum, die schon Alex. Braun[2]) zu allgemeinen Betrachtungen anregte. Bei Diklinen wandelt sich die ♀ Blüte zur ♂, wie es Strasburger[3]) bei einem sonderbaren Exemplar der Mercurialis annua beobachtete. Diesem Individuum „gelang auch die Ausbildung ♂ Blüten, aus denen die Fruchtblätter ganz beseitigt waren, Blüten, die entweder ganz fertile oder mehr oder minder vergrünte Staubblätter besaßen".

Mit besonderer Schärfe sieht man am einzelnen Sporophyll das Gegenspiel der beiden Kräfte. Halten sie sich noch gerade die Wage, so resultieren Blätter, die an der Basis Ovula, an der Spitze Antheren tragen, wie sie seit Agardh, Roeper usw. öfters beschrieben, wenn auch selten genauer untersucht wurden; am weitesten bekannt sind sie wohl von Sempervivum, wo entsprechende Bildungen auch bei den Versuchskulturen von Klebs auftraten. Häufiger natürlich sind die Kräfte ungleich, das eine Geschlecht gelangt schließlich dazu, das andere zu „opprimieren". Die oben pag. 211 ff. erörterten Reihen bei Salix zeigen die Verschiebung besonders deutlich, in der Zwitterblüte unserer Lonicera aber tritt derselbe Vorgang zutage.

Bekannt ist endlich, daß sogar erst innerhalb des Sporangiums jener Wandel sich durchsetzen kann. Die früheren Beobachtungen an Rosa, Passiflora, Begonia[4]), Petunia[5]), denen Strasburger[6]) neulich noch entsprechende an Mercurialis annua zufügte, stimmen darin, daß innerhalb der Samenanlage statt der Makrospore Pollenkörner gebildet werden können. Daß darin nur ein Spezialfall des allgemeinen Phaenomens liegt, zeigen die zahlreichen Gestaltungsübergänge zu den

1) Vgl. Goebel in Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. XVII, pag. 257.
2) Verjüngung, 1851, pag. 104.
3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII, pag. 475.
4) Goebel in Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. XVIII, pag. 246.
5) Molliard in Rev. génér. 1896, Tome VIII, pag. 49—58.
6) Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII, pag. 474.

vorher erörterten Fällen. Sie bestätigen ihrerseits, daß die Regulation der sexuellen Potenzen bei den meisten Phanerogamen im Soma vor sich geht, daher also exogenen Einfüssen zugänglich sein muß, wie es sich z. B. bei Lonicera oder, selbst für einen Diöcisten, bei der berühmten Mykocecidie von Melandryum album tatsächlich herausstellt. Auch der neulich von Figdor[1]) mitgeteilte Fall von verzwergten Humulus japonicus scheint solche exogene Regulation vorauszusetzen.

Im „normalen" Ablauf kennen wir die Rolle der exogenen Einflüsse nicht, und führen die Erscheinungen auf „endogene" zurück. Was darunter zu verstehen ist, braucht hier nicht erörtert zu werden. Wohl aber ist auf die Wesensgleichheit der äußerlich sichtbar werdenden Formen hinzuweisen. Es geht daraus hervor, daß auch im normalen Ablauf jeder Blütenstand, jede Blüte und jedes Sporophyll potentiell hermaphrodit sind, natürlich nur in ihrer merismatischen Phase. Wie labil die Zustände sein können, zeigte z. B. neulich D. S. Johnson an Piper betel L. var. monoicum DC.[2]). Und wenn wir erst die namentlich in den Tropen so zahlreichen polygamischen Arten genauer in dieser Hinsicht kennen, wird sich solche Labilität wohl als sehr verbreitet herausstellen.

Und es ist durchaus wahrscheinlich, daß sich dann gewisse „normale" Erscheinungen als Analoga zu Stadien der Lonicera-Cecidie herausstellen. Die Phase der staminoiden Griffel z. B. beruht auf einem gewissen Bedingungskomplex; bei jenem cecidogenen Prozeß ist es ein rasch vorübergehender und weicht bald einer neuen Konstellation, die sich in neuen Formen äußert. Aber es ist nicht unmöglich, daß „endogen" ein entsprechender Bedingungskomplex sich befestigt und in „normalen" Bildungen hervortritt. Ich denke an Fälle, für die Symplocos als Beispiel dienen kann. Hier ist die Polygamie nicht selten; in den ♂ Blüten sind meist 10 Staubblätter mehr vorhanden, als in den ♀ (z. B. S. lanceolata, S. revoluta, S. dasyphylla). „Das Prinzip ist unverkennbar", sagt der Monograph der Familie[3]), „daß für den fehlenden Stempel" — es sind 5 bis 2 Karpelle beteiligt — „10 Staubblätter mehr ausgebildet werden". Daß derartige Fälle zahl-

---

1) Übergangsbildungen von Pollen- zu Fruchtblättern bei Humulus japonicus Sieb. et Zucc. und deren Ursachen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl., Juni 1911, Bd. CXX, Abt. I.

2) Journ. experim. Zool. 1910, Bd. IX, pag. 715—749.

3) A. Brand, Symplocaceae. In „Pflanzenreich" 1901, Bd. IV, 242, pag. 6.

reich vorkommen, ist schon den Beschreibungen zu entnehmen. Für näheren Einblick aber genügen meistens die Angaben nicht; nur an hinlänglich großem Material kann für jeden einzelnen Aufklärung geschaffen werden.

Eins aber scheint sicher. Es vollzieht sich der Geschlechtswandel physiologisch in sehr ähnlichen Formen wie pathologisch, gerade so wie die allmähliche Vernichtung der generativen Kräfte bei „normalen" Sterilisierungen in gleichen Formen vor sich geht, wie bei pathogenen. Dieser Parallelismus der Erscheinungen hat zu unhaltbaren Vorstellungen verführt. Wenn Giard z. B. die Diöcie phyletisch aus cecidogenen Erscheinungen ableiten will, so ist das natürlich verstiegen und unannehmbar. Vielmehr scheint es bei unserem heutigen Wissen geboten, derartige physiologisch-pathologische Parallelen auf gleiche Bedingungen, auf — hier exogene, dort endogen regulierte — Ernährungsmodifikationen zurückzuführen. Und in dieser Hinsicht werfen die Verbildungen doch ein gewisses Licht auf die normalen Organe. Freilich ist es eine andere Klärung, als die formale Interpretation der teratologischen Tatsachen erstrebte. Und daher versteht man die an sich verwunderliche Tatsache, daß seinerzeit ein Peyritsch, der doch gerade die Bedingtheit der Deformationen zu untersuchen aufforderte, zum Verständnis der normalen Blüten nichts von ihnen erwartete.

Figurenerklärung zu Tafel VII und VIII.

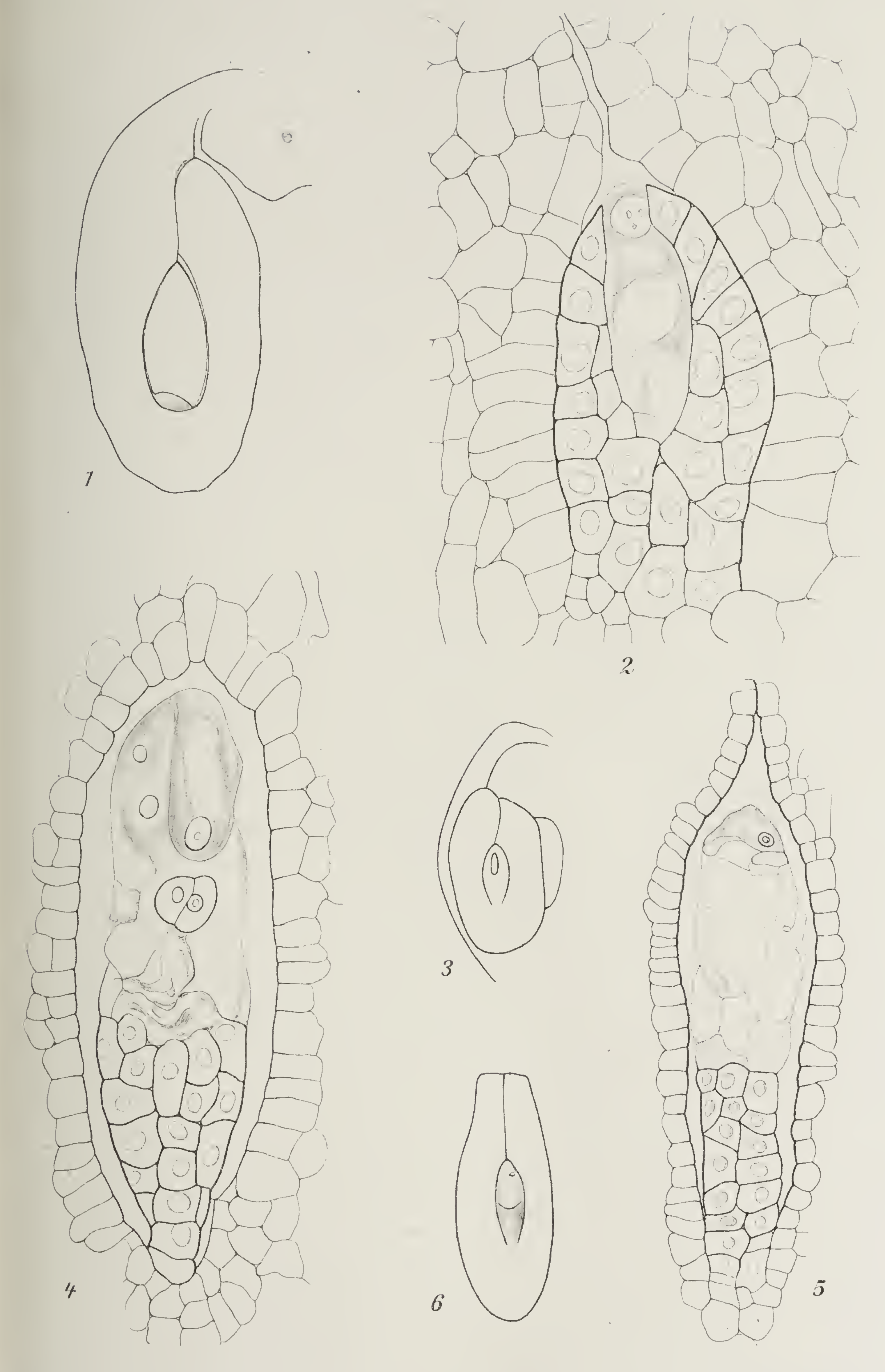
Fig. 1. Normale Blüte kurz vor der Anthese. 18. Juni 1912. Der Nucellus ist fast ganz vom Embryosack absorbiert. Vergr. 41.

Fig. 2. Normale Blütenknospe einer Lateralinfloreszenz. 18. Juni 1912. Der Embryosack beginnt die äußere Schicht des Nucellus an der Mikropylenseite zu absorbieren. Vergr. 400. — Wie in den folgenden Figuren, ist nur in den Zellen des Nucellus der Kern eingezeichnet.

Fig. 3. Dieselbe Blütenknospe wie bei Fig. 2. Ganze Samenanlage. Vergr. 41.

Fig. 4. Blüte mit deformiertem Ovarium. 12. Juni 1911. Schematisiert. Der Nucellus ist nur zum Teil absorbiert. Im Embryosack sind die Polkerne vor ihrer Verschmelzung noch sehr deutlich. Die Kerne des Eiapparates aus ihren Niveaus in die Figur hineinprojiziert. Vergr. 290.

Fig. 5. Blüte mit deformiertem Ovarium. 19. Juli 1911, nach künstlich herbeigeführter dreiwöchentlicher Erkrankung. Ähnliches Stadium wie Fig. 4. Der Eikern ist sichtbar. Vergr. 290.

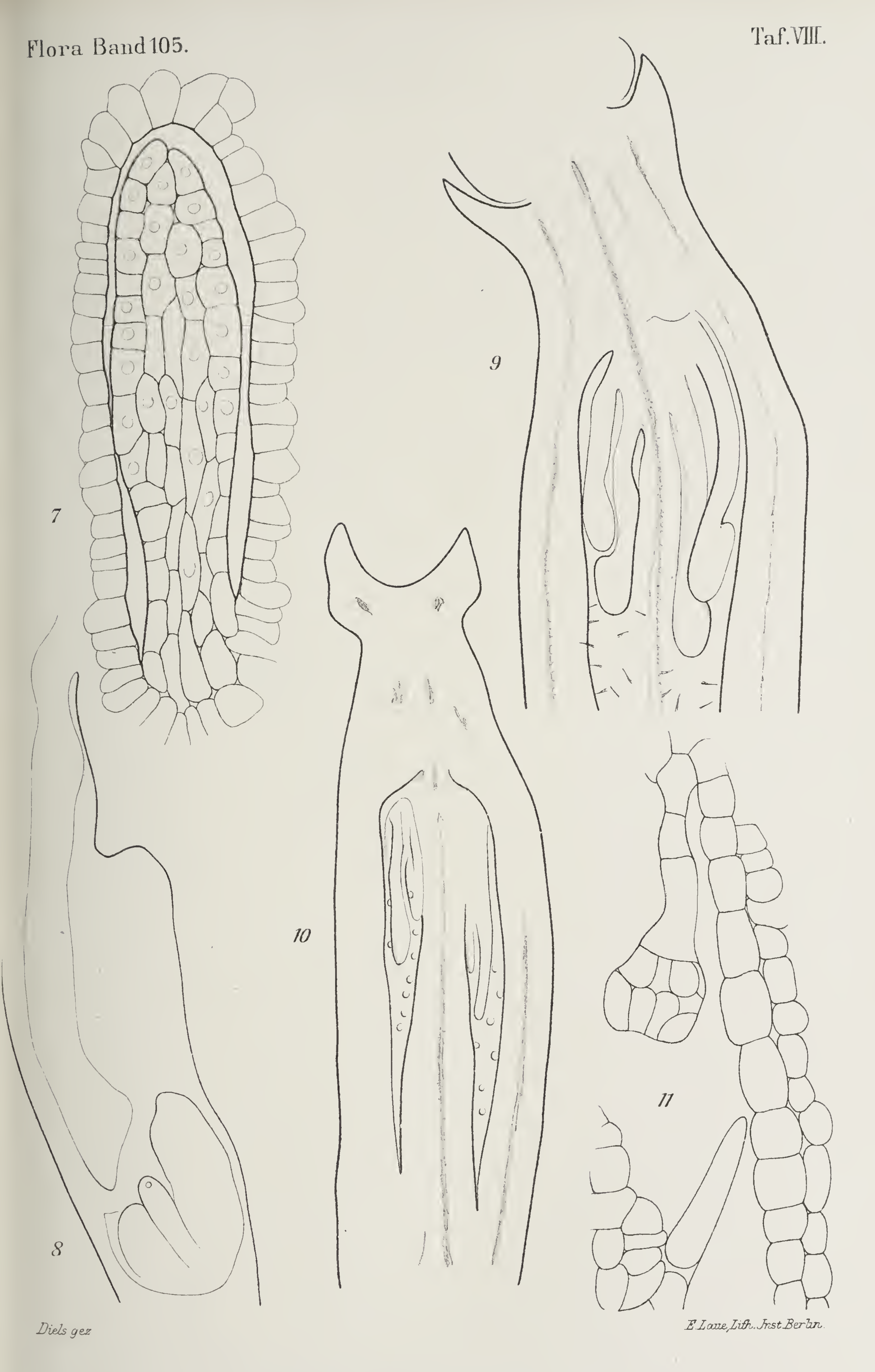


Diels gez.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Fig. 6. Blüte von Fig. 5. Ganze Samenanlage. Vergr. 41.

Fig. 7. Blüte mit deformiertem Ovarium, verkürztem Griffel und vergrünter Korolle. 26. Juni 1911, nach mindestens vierwöchentlicher Erkrankung. Der Nucellus ist vollständig erhalten, der Embryosack nicht entwickelt. Vergr. 290.

Fig. 8. Dieselbe Blüte wie Fig. 7, stärker deformierte Samenanlage. Der Funiculus ist stark hypertrophisch, der Nucellus im Stadium der Embryosackmutterzelle anscheinend normal stehengeblieben, die Integumente am Beginn der Entwicklung stehengeblieben. Schnitt nicht ganz median. Vergr. 41.

Fig. 9. Deformierte Blüte. 29. Juni 1911. Längsschnitt durch das Ovarium. Samenanlage mit verlängertem Funiculus. An der Wand der Ovarienfächer und den Plazenten sind Haare entwickelt. Vergr. 30.

Fig. 10. Dieselbe Blüte wie Fig. 9, stärker deformierte Samenanlagen. An der Wand der Ovarienfächer und den Plazenten sind einfache und Drüsenhaare entwickelt. Vergr. 30.

Fig. 11. Dieselbe Blüte. Partien der Ränder zweier Samenanlagen, die eine mit einfachem, die andere mit einem Drüsenhaar. Vergr. 465.

Die relativen Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen.[1]

Von **L. J. Briggs** und **H. L. Shantz.**

Die weiten Unterschiede des Feuchtigkeitsgehaltes verschiedener Böden zur Zeit des Welkens der Pflanzendecke scheinen zuerst von Sachs[2], 1859, deutlich erkannt worden zu sein. Spätere Forscher, welche sich in diese Untersuchungen vertieften, schlossen, daß die Böden nicht nur breite Variationen in bezug auf das Vermögen, Feuchtigkeit fest zu halten, zeigen, sondern auch, daß die verschiedenen Pflanzengruppen sich sehr verschieden verhalten in bezug auf ihr Vermögen den Feuchtigkeitsgehalt eines bestimmten Bodens zu vermindern. So deuten die Versuche von Heinrich[3] (1894), Gain[4] (1895), Hedgcock[5] (1902) und Clements[6] (1905) alle daraufhin, daß beträchtliche Variationen im Feuchtigkeitsgehalt des Bodens zur Zeit des Welkens verschiedener Pflanzen, bestehen, eine Tatsache, der man die Deutung gab, daß manche Pflanzen den Feuchtigkeitsgehalt eines bestimmten Bodens mehr zu verringern vermögen als andere. Dieser Schluß heißt in anderen Worten, daß die „unverwertbare Feuchtigkeit" je nach der Art der Pflanze, welche man als Indikator benutzt, variiert. Tatsächlich ist diese Anschauung gewöhnlich in vielen der Handbücher der Pflanzenökologie anzutreffen.

---

1) Resumé der Publikation: The Wilting Coeffizient for Different Plants and its indirect Determination, von L. J. Briggs und H. L. Shantz, Bul. 230, Bureau of Plant Industry, U. S. Department of Agriculture, 1912.

2) Sachs, J., Berichte über die physiologische Tätigkeit an der Versuchsstation in Tharandt. Landw. Versuchsstat. 1859, Bd. I, pag. 235.

3) Heinrich, R., Zweiter Bericht über die Verhältnisse und Wirksamkeit der landwirtschaftlichen Versuchsstation zu Rostock 1894, pag. 29.

4) Gain, E., Action de l'eau du sol sur la végétation. Rev. Gen. Bot. 1895, Tome VII, pag. 73.

5) Hedgcock, G. G., The relation of the water content of the soil to certain plants, principally Mesophytes. Botanical Survey of Nebraska, Vol. VI; Studies in the Vegetation of the State 1902, Vol. II, pag. 5—79.

6) Clements, F. E., Research Methods in Ecology 1905, pag. 30.

Die Unterschiede, welche in dieser Beziehung von den verschiedenen Pflanzen gezeigt werden, hat man als wichtigen Faktor bei der Widerstandsfähigkeit gegen das Eintrocknen angesehen, da man sich vorstellte, der größere Wasservorrat, welcher dadurch manchen Pflanzen verfügbar ist, genüge, um es diesen Pflanzzu ermöglichen, die Zeit der Dürre zu überstehen, während andere Pflanzen infolge der Dürre eingehen. Von diesen Überlegungen ausgehend, unternahmen die Verfasser eine größere Reihe von Bestimmungen an einer Anzahl Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung einheimischer Pflanzen aus Halbwüsten und Wüstengegenden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen führten die Verfasser zu dem Schlusse, daß die bei verschiedenen Pflanzen zu konstatierenden Unterschiede weit geringer sind, als man bisher annahm, und daß sie unbedeutend im Vergleich zu den großen Unterschieden im Wasserzurückhaltungsvermögen der verschiedenen Böden sind.

Der Welkungskoeffizient.

Das im Boden zur Zeit des Welkens der Pflanzendecke noch enthaltene Wasser ist von früheren Autoren als „nichtverwertbare Feuchtigkeit" bezeichnet worden. Die Entfernung des Wassers aus dem Boden dauert aber noch lange nach dem Welken weiter. Tatsächlich konnten die Verfasser feststellen, daß diese Wasserabgabe vom Boden an die Luft durch das Pflanzengewebe selbst nach dem Tode der Pflanzen fortbesteht. Das im Boden zur Zeit des Welkens noch enthaltene Wasser kann daher nicht als vollkommen unverwertbar angesehen werden; und es haben die Verfasser die Bezeichnung „Welkungskoeffizient" benutzt, um ganz speziell den Wassergehalt zur Zeit des Welkens zu bezeichnen.

Man kann also den Welkungskoeffizient als denjenigen Feuchtigkeitsgehalt des Bodens, in Prozenten des Trockengewichts ausgedrückt, definieren, bei welchem die Blätter der in diesem Boden wachsenden Pflanze zuerst eine permanente Verringerung ihres Wassergehaltes erleiden infolge der Änderung des Bodenfeuchtigkeitsvorrates. Unter permanenter Verringerung des Wassergehaltes wird verstanden ein Zustand von dem sich die Blätter in einer mit Wasserdampf gesättigten Amosphäre nicht erholen können, ohne daß Wasser dem Boden zugegeben wird. Bei den meisten Pflanzen ist das Welken von einer Verringerung des Wassergehaltes der Blätter begleitet und bietet also einen Maßstab zur Bestimmung des Welkungskoeffizienten des Bodens für diese Pflanze. Die Definition, wie sie hier angegeben, ist auch auf

diejenigen Pflanzen anwendbar, welche infolge von anatomischen Eigentümlichkeiten die Verringerung des Wassergehaltes der Blätter nicht augenscheinlich anzeigen.

Zwei unabhängige Variablen nehmen an dem „Welkungskoeffizient" Teil: Die Fähigkeit des benutzten Bodens Feuchtigkeit zurückzuhalten und die zum Anzeigen des Welkungspunktes benutzte Pflanzenart. Eine jede Bestimmung muß also als Welkungskoeffizient des benutzten Bodens für die als Indikator benutzte Pflanzenart betrachtet werden.

Methoden.

Drei Methoden wurden bei den in dieser Publikation veröffentlichten Resultaten benutzt und zwar:

1. Die Wachsverschlußmethode,
2. die Methode der gleichzeitigen Kulturen,
3. die Balanziermethode.

1. Die Wachsverschlußmethode.

Bei der Wachsverschlußmethode[1]) wird in einem wasserdichten Topf die Oberfläche des Bodens mit einer Lage Wachs überzogen, so daß jede direkte Verdampfung vom Boden in die Luft verhindert wird. Töpfe aus Glas mit einem Inhalt von 250 g Boden werden benutzt. Man gibt acht, daß der Boden vor dem Gebrauche gleichmäßig befeuchtet wird, um sehr nasse oder sehr trockene Stellen zu vermeiden. Während des Wachstums der Pflanzen werden die Töpfe in ein Bad eingetaucht, durch welches Wasser von annähernd der Durchschnittstemperatur des Zimmers fließt. Dadurch wird das Kondensieren der Bodenfeuchtigkeit an der Innenwand des Topfes, welches sonst bei plötzlichem Temperaturwechsel stattfinden würde, vermieden.

Ein Wachs aus 80 % Paraffin (Schmelzpunkt 45° C) und 20 % Petrolatum stellte sich bei gewöhnlichen Temparaturen als sehr brauchbar heraus. Die exakte Zusammenstellung ist nicht von Belang. Beim Gebrauche soll das Wachs nur wenig über den Schmelzpunkt erhitzt und der Überschuß schnell abgegossen werden. Der Schmelzpunkt und die Wärmeleitung sind so niedrig, daß man dieses Wachs ohne Schaden in einen Topf um die zartesten Keimlinge gießen kann. Bei

---

1) Briggs, L. J. and Shantz, H. L., The Wax Seal Method for Determining the Lower Limit of Available Soil Moisture. Bot. Gaz. 1911, Vol. LI, pag. 210—219.

Monocotyledonen fanden wir, daß der Wachsverschluß sofort nach dem Pflanzen der Samen angebracht werden kann. Beim Keimen wachsen die Pflanzen durch das Wachs, welches einen tadellosen Verschluß um den Stamm bildet. Lüftung (wenn nötig) erzielt man dadurch, daß man den Verschluß an zwei Stellen durchsticht und gesättigte Luft mittels eines Aspirators durch den Boden saugt.

Der wahrscheinliche Fehler des Durchschnittes einer Reihe von 12 Bestimmungen des Welkungskoeffizienten nach dieser Methode ist ungefähr ein Teil auf 200 bei Lehm- und Tonböden.

2. Die Methode der gleichzeitigen Kulturen.

Bei der Methode der gleichzeitigen Kulturen werden zwei verschiedene Pflanzenarten gleichzeitig in demselben Topfe gezüchtet und die relative Zeit des Welkens beobachtet. Ein wasserdichter Topf wird auch hier benutzt. Durch diese Methode wird jede durch Ungleichmäßigkeit des Bodens verursachte Unsicherheit vermieden. Fehler infolge von ungleichmäßiger Verteilung der Wurzeln bestehen hier wie bei der ersten Methode.

3. Die Balanziermethode.

Pflanzen mit oberirdischen Wasserreservoirgeweben, wie solche mit dicken schweren Blättern, haben keinen scharf ausgeprägten Welkungspunkt. Verff. haben aber eine Methode ausgearbeitet, welche es ermöglicht, selbst bei solchen Pflanzen den Welkungskoeffizienten zu bestimmen.

Betrachtet man eine fleischige Pflanze, z. B. einen Cactus, dessen Wurzeln gut in einer Erdmasse verteilt sind, in einem wasserdichten Topf, dessen Bodenoberfläche verschlossen ist, so geht Feuchtigkeit nur durch die Transpiration der Pflanze verloren. Denkt man sich dieses System an Messerkanten auf beiden Seiten des Topfes hängend, und denkt man sich das System durch geeignete Gegengewichte so ausbalanziert, daß es sich in stabilem Gleichgewicht befindet, wenn die Pflanze eine horizontale Lage einnimmt, aber derartig, daß der Schwerpunkt hoch genug liegt, um dem System eine gewisse Empfindlichkeit zu erteilen, so wird auf Anstoß das System um den Gleichgewichtspunkt schwingen. Fängt nun die Pflanze an infolge von Transpiration Wasser abzugeben, so wandert Wasser aus dem Boden, um den Wasserverlust der Pflanze zu decken. Das Bodenende des Systems wird leichter und hebt sich infolgedessen. Dieser Vorgang wiederholt sich, so oft man das Gleichgewicht wieder herstellt und auf den Nullpunkt einstellt, bis schließlich der Boden nicht mehr imstande ist, der

Pflanze Wasser mit einer Geschwindigkeit abzugeben, die die Transpiration deckt. Dann wird die Pflanze anfangen aus ihren Reservegeweben Wasser zu verlieren und die Pflanzenseite des Systems wird nun leichter. Die Folge davon wird sein, daß sich nun die Pflanze hebt; sie bewegt sich nun in der entgegengesetzten Richtung als früher. Der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens an diesem Punkte ist der Welkungskoeffizient.

Zwischen diesen extremen Verhältnissen gibt es eine kurze Periode, während der Boden etwas Wasser an die Pflanze abgeben kann, aber nicht genug, um die Verluste zur Zeit der größten Transpiration zu decken. Zu dieser Zeit ist das Balanziersystem träge und unsicher in seinen Bewegungen, als ob keine Veränderungen des Wassergehaltes stattfänden. Wägung des ganzen Systems beweist aber, daß Wasser verloren geht[1]).

Wir haben die Methode der simultanen Kulturen mit der Balanziermethode kombiniert. Benutzt man als ein Mitglied des Systems eine Pflanze, welche leicht welkt, so findet die Umkehrung der Richtung der Bewegung gleichzeitig mit dem Welken der Indikatorpflanze statt.

Vorläufige Bestimmungen.

Ehe an den Vergleich des Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen herangetreten wurde, wurden Versuche angestellt, um den Einfluß des Alters der Pflanzen, sowie gewisser Zustände der Umgebung auf den Welkungskoeffizient festzustellen. Es wurden ein wenig geringere Werte für alte Weizenpflanzen als für Keimlinge gefunden. Die Durchschnittsunterschiede betrugen 2 ± 1 Teile auf Hundert. Es wird dieser Unterschied der geringeren Entwicklung der Wurzeln der Keimlinge zugeschrieben.

Pflanzen, die ununterbrochen in trockener oder in feuchter Atmosphäre gezüchtet waren, gaben denselben Welkungskoeffizienten. Dies steht in Einklang mit der Tatsache, daß das Verhältnis von Wurzel zu oberirdischen Teilen bei in trockener Atmosphäre gezüchteten Pflanzen größer ist. Auch ist es allgemein bekannt, daß sich unter diesen Umständen der Bau des Blattes derartig modifiziert, daß die Transspiration vermindert wird.

---

1) Es ist möglich, bei einem derartig balanzierten System zwischen Absorption und Transpiration zu unterscheiden, dadurch, daß man den Gewichtsverlust bestimmt und auch das Gewicht, welches zum Centroid des Bodens (oder der Pflanze) zugefügt werden muß, um das Gleichgewicht des Systems wieder herzustellen. Dies wird ausführlich in einer anderen Arbeit besprochen.

Die Abschwächung des Lichtes auf die Hälfte des Normalen ist ohne Einfluß auf den Wert des Welkungskoeffizienten. Auch wurde festgestellt, daß der Wassergehalt des Bodens während der vorhergehenden Wachstumsperiode ohne Einfluß auf den Welkungskoeffizienten bleibt.

Die relativen Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen.

In den in folgender Tabelle zusammengestellten Beobachtungen sind mehr als 1300 Bestimmungen eingeschlossen, welche an in 20 verschiedenen Bodentypen wachsenden Pflanzen gemacht wurden. Die tatsächlich beobachteten Welkungskoeffizienten schwanken von weniger als 1 % bei dem Dünensandboden, bis 17 % bei dem Lehmton. Um die Resultate dieser Beobachtungen auf eine vergleichbare Basis zu reduzieren, wurde das Verhältnis jeder einzelnen Bestimmung zum Durchschnitt aller mit dem betreffenden Boden gemachten Bestimmungen festgestellt und somit der relative Welkungskoeffizient bestimmt. Ist der Welkungskoeffizient für eine besondere Pflanze höher als der Durchschnitt, so ist das Verhältnis größer als eins. Ist dagegen eine Pflanze imstande den Feuchtigkeitsgehalt mehr als andere Arten zu reduzieren, ehe Welken stattfindet, so ist das Verhältnis geringer als eins. Auf diese Art ist es möglich, alle an verschiedenen Böden gemachten Beobachtungen zu kombinieren und festzustellen, bis wie weit unterhalb dem Punkte, bei dem andere Pflanzen welken, eine bestimmte Pflanze imstande ist, die Bodenfeuchtigkeit zu vermindern.

(s. Tabelle I, pag. 233—233.)

Betrachtet man nur alle Pflanzen, an denen mindestens sechs Bestimmungen gemacht wurden, so sieht man an Tabelle I, daß die Grenzwerte des Welkungskoeffizienten bei 0,92 für japanischen Reis und 1,13 für Colocasia liegen. Letztere Pflanze besitzt ein äußerst grobes Wurzelsystem, da die feinen faserigen Wurzeln, die so charakteristisch für die Gräser sind, vollkommen fehlen. Eine Pflanze mit einem derartigen Wurzelsystem vermindert den Wassergehalt des Bodens nicht gleichmäßig. Zurzeit des Welkens der Pflanze enthält der Boden, der am entferntesten von den Wurzeln ist, mehr Wasser als der Boden in der unmittelbaren Umgebung der Wurzeln. Daher liefert die Bestimmung des Feuchtigkeitsgehaltes der ganzen Bodenmasse zur Zeit des Welkens einen zu hohen Wert für den Welkungskoffizienten. Von der Colocasia abgesehen, lieferte eine Maisvarietät den höchsten relativen Welkungskoeffizienten, nämlich 1,06.

Tabelle I.

Die relativen Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen.

Pflanze	Art	Nummer	Zahl der Beobachtungen	Mittelsverhältnis	Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses	Wahrscheinlicher Fehler einzelner Beobachtungen
Zea mays	Boone Co. white	United States selection 119	33	1,00	± 0,007	± 0,038
	Esperanza	M. 66	16	1,06	± 0,013	± 0,052
	Minn. 13	United States selection 133	3	1,03		
	Hopi	A. 7	3	1,05		
	United States selection	165	4	1,00		
	Indian flint	—	3	1,08		
	North Western dent	—	4	1,09		
	Laguna	—	4	1,05		
	Chico	M. 72	2	1,06		
	Iowa silvermine	—	3	1,06		
	Chinese	S. P. I. 22 308	3	1,03		
Andropogon sorghum	White durra	S. P. I. 24 997	17	0,94	± 0,012	± 0,052
	Dwarf milo	S. P. I. 24 970	17	0,994	± 0,017	± 0,072
	Red amber	S. P. I. 17 543	7	0,94	± 0,007	± 0,044
	Black amber	Minn. 341	12	1,00	± 0,026	± 0,089
	Red kafir	S. P. I. 24 985	3	1,01		
	Blackhull kafir	S. P. I. 24 975	3	1,03		
	Dagdi durra	S. P. I. 9 856	3	1,02		
	Blackhull kowliang	G. I. 310	3	1,03		
	Brown kowliang	S. P. I. 24 993	1	1,04		
Chaetochloa italica	Kursk	S. P. I. 22 420	27	0,954	± 0,008	± 0,040
	Common	S. P. I. 22 423	6	0,96	± 0,011	± 0,027
	Siberian	S. P. I. 21 076	6	1,01	± 0,009	± 0,023
	German	S. P. I. 26 845	3	1,00		
	Chaetochloa italica	S. P. I. 21 073	3	1,04		
Panicum miliaceum	Proso	G. I. 72	3	0,99		
Triticum durum	Kubanka	G. I. 1440	593	1,00	± 0,0021	± 0,051
	Kubanka	G. I. 1354	3	0,94		
	Kubanka	G. I. 2246	3	0,97		
	Yellow gharnovka	S. P. I. 26 008	3	0,94		
	Yellow gharnovka	G. I. 1444	3	0,96		
	Pelissier	G. I. 1584	3	0,97		
Triticum vulgare	Bluestem	Minn. 169	28	0,96	± 0,0066	± 0,035
	Turkey red	G. I. 1558	11	0,99	± 0,0116	± 0,038

Tabelle I (Fortsetzung).

Pflanze	Art	Nummer	Zahl der Beobachtungen	Mittelsverhältnis	Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses	Wahrscheinlicher Fehler einzelner Beobachtungen
Triticum vulgare	Fretes	S. P. I. 19 239	3	0,94		
	Power's fife	G. I. 3 025	3	0,95		
Triticum dicoccum	Spring emmer	S. P. I. 19 907	3	1,07		
Avena sativa	Kherson	G. I. 459	15	1,03	± 0,0149	± 0,058
	Swedish select	S. P. I. 24 877	13	0,984	± 0,009	± 0,033
	Canadian	S. P. I. 12 880	3	0,96		
	75 day	G. I. 337	3	1,02		
	60 day	G. I. 639	3	1,04		
	Big 4	G. I. 558	3	1,03		
	Burt	S. P. I. 24 670	3	0,93		
	Red rust proof	G. I. 458	3	0,92		
Hordeum distichon	White smyrna	G. I. 195	3	0,94		
	Hannchen	G. I. 531	18	0,98	± 0,011	± 0,047
	Unknown	—	16	0,98	± 0,013	± 0,034
Hordeum vulgare	Beldi	G. I. 190	14	0,97	± 0,013	± 0,054
	Telli	G. I. 194	3	0,92		
	Marriut	G. I. 261	3	0,95		
	Oderbrucker	S. P. I. 26 105	2	0,92		
	Hull-less	S. P. I. 12 709	1	0,91		
Secale cereale	Giant winter	—	19	0,94	± 0,011	± 0,049
Oryza sativa	Japan	G. I. 1 642	15	0,92	± 0,014	± 0,054
	Carolina golden	G. I. 1 645	3	0,96		
	Honduras	G. I. 1 643	3	1,03		
Gramineae	Bromus inermus	—	33	0,94	± 0,005	± 0,028
	Agropyron smithii	—	11	1,03	± 0,013	± 0,043
	Agropyron tenerum	—	15	0,99	± 0,013	± 0,052
	Agropyron cristatum	—	6	0,96	± 0,013	± 0,032
	Elymus canadensis	—	3	1,00		
	Stipa vaseyi	—	3	0,99		
	Sitanion hystrix	—	3	0,97		
	Aristida longiseta	—	2	1,00		
	Bouteloua oligostachya	—	1	1,01		
Leguminosae	Medicago sativa	S. P. I. 25 695	33	0,98	± 0,006	± 0,035
	Vicia villosa	S. P. I. 25 935	17	1,04	± 0,013	± 0,053
	Vicia faba	S. P. I. 15 428	23	1,02	± 0,016	± 0,078
	Pisum arvense	S. P. I. 19 389	28	1,05	± 0,012	± 0,064
	Melilotus alba	S. P. I. 21 216	8	1,03	± 0,012	± 0,033

Tabelle I (Fortsetzung).

Pflanze	Art	Nummer	Zahl der Beobachtungen	Mittelsverhältnis	Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses	Wahrscheinlicher Fehler einzelner Beobachtungen
Leguminosae	Vicia fulgens	S. P. I. 21 502	6	0,93		
	Vicia atropurpurea	S. P. I. 18 132	3	1,05		
	Vicia ervilia	S. P. I. 16 137	3	0,92		
	Cicer arietinum	S. P. I. 24 322	3	0,93		
	Vigna unguiculata	S. P. I. 26 497	3	0,98		
	Trifolium pratense	—	5	1,04		
	Onobrychis viciaefolia	S. P. I. 24 931	3	1,00		
	Lupinus pusillus	—	2	0,97		
Cucurbitaceae	Cucurbita pepo	—	15	1,01	± 0,018	± 0,073
	Cucumis sativa	—	1	0,90		
	Cucumis melo	—	1	1,04		
Lycopersicon esculentum	Livingston	—	17	1,05	± 0,011	± 0,043
	Stone	—	3	1,08		
Colocasia	—	S. P. I. 21 190	19	1,13	± 0,015	± 0,056
Mesophyten	Ipomoea purpurea	—	3	1,11		
	Plantago lanceolata	—	2	1,06		
	Citrus limonum	—	1	0,96		
	Abutilon striatum	—	2	0,91		
	Gossypium hirsutum	—	2	1,05		
	Coleus	—	5	0,99		
	Lactuca sativa	—	3	1,11		
	Solanum tuberosum	—	3	1,06		
	Fagopyrum vulgare	—	1	1,05		
	Beta vulgaris	—	3	1,06		
	Linum usatissimum	—	2	0,99		
	Brassica napus	—	3	0,94		
	Amaranthus retroflexus	—	5	1,01		
Xerophyten	Grindillia squarrosa	—	4	1,08		
	Vernonia marginata	—	3	1,04		
	Artemisia gnaphalodes	—	6	1,06		

Tabelle I (Fortsetzung).

Pflanze	Art	Nummer	Zahl der Beobachtungen	Mittelsverhältnis	Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses	Wahrscheinlicher Fehler einzelner Beobachtungen
Xerophyten	Pachyphytum aduncum	—	1	1,03		
	Echeveria pubescens	—	1	1,10		
	Nopalea coccinellifera	—	1	1,03		
Hydrophyten	Ranunculus septentrionale	—	2	0,98		
	Juncus balticus	—	1	1,07		
	Nasturtium	—	3	1,03		
	Isoetes saccharata	—	2	1,33		

Die verschiedenen Maissorten unterschieden sich ein wenig voneinander; da die Sorte „Boone County White", welche in nassen Gegenden zu Hause ist, den niedrigsten Wert ergab. Mexikanische Sorten, in trockenen Gegenden zu Hause, lieferten keinen Beweis, daß sie imstande sind, die Bodenfeuchtigkeit mehr zu vermindern, als andere Sorten. Nur ganz geringe Unterschiede ergaben die relativen Welkungskoeffizienten der verschiedenen Sorghum-Sorten (Andropogon Sorghum), die doch in Halbwüsten weitgehend gebaut werden.

Der relative Welkungskoeffizient der zwei untersuchten Sorten war 0,94, was darauf hindeutet, daß diese Sorten die Bodenfeuchtigkeit zur Zeit des Welkens etwas mehr vermindern können als Mais. Die Unterschiede im Welkungskoeffizienten der Kleingetreidearten, Hirse, Weizen, Hafer, Gerste sind gering, da die extremen Werte für die vier Ernten bei 0,95 und 1,03 liegen. Der für Roggen gefundene Wert des Welkungskoeffizienten war 0,94, für japanischen Reis 0,92. Der niedrige Wert dieser Pflanze ist beachtenswert in bezug auf die Tatsache, daß man es allgemein für nötig erachtet, die Reisfelder während des größten Teils der Wachstumsperiode zu überschwemmen.

Die verschiedenen Gräser, die meistens Bewohner der „Great Plains" der Vereinigten Staaten sind, zeigten Verhältnisse, die sich nur wenig untereinander und von den Kleingetreiden unterscheiden. Die Leguminosen dagegen, sowie manche der grobwurzeligen Pflanzen der „Great Plains", geben als Welkungskoeffizienten etwas höhere Werte. Die Verfasser glauben, daß diese hohen Werte eher der unvollkommenen

Verteilung der Wurzeln zuzuschreiben sind, als etwa einer den Pflanzen selber zukommenden Unfähigkeit die Bodenfeuchtigkeit in demselben Maße zu vermindern als die anderen Pflanzen.

Die verschiedenen Pflanzen, an denen nur einige Bestimmungen ausgeführt wurden, sind im letzten Teil der Tabelle als Hydrophyten, Mesophyten und Xerophyten zusammen gruppiert. Die Wasserpflanzen lieferten einen etwas höheren Welkungskoeffizienten als die anderen Gruppen aus dem Grunde, daß in diese Gruppe Isoetes mit eingeschlossen ist. Von dieser Art wurden untergetauchte Exemplare aus dem Wasser entfernt und in der Luft gezüchtet, ohne daß man ihnen erlaubte, neue Blätter zu bilden. Auch hatte diese Pflanze eine kümmerliche Wurzelverteilung. Läßt man Isoetes aus dem Spiel, so liefern die Hydrophyten einen mittleren Welkungskoeffizienten, der mit dem der Mesophyten identisch ist. Die untersuchten Xerophyten lieferten ein mittleres Verhältnis, welches zwischen Hydrophyten und Mesophyten liegt. Dies deutet darauf hin, daß trockene Gegenden bewohnende Pflanzen nicht imstande sind, zur Zeit des Welkens die Bodenfeuchtigkeit mehr zu vermindern als andere Pflanzen.

Tabelle II.

Die relativen Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen.

Pflanze	Zahl der Beobachtungen	Mittelsverhältnis	Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses	Wahrscheinlicher Fehler einzelner Beobachtungen
Zea	75	1,03	± 0,003	± 0,042
Andropogon	66	0,98	± 0,008	± 0,062
Chaetochloa	48	0,97	± 0,006	± 0,035
Triticum	653	0,994	± 0,002	± 0,049
Avaena	46	0,995	± 0,007	± 0,047
Hordeum	60	0,97	± 0,006	± 0,047
Secale	19	0,94	± 0,011	± 0,049
Oryza	21	0,94	± 0,012	± 0,054
Gramineae	77	0,97	± 0,005	± 0,040
Leguminosae	138	1,01	± 0,005	± 0,059
Cucurbitaceae	17	0,99	± 0,016	± 0,068
Lycopersicon	20	1,06	± 0,009	± 0,040
Colocasia	19	1,13	± 0,005	± 0,066
Hydrophytes	8	1,10	± 0,037	± 0,105
Mesophytes	35	1,02	± 0,010	± 0,058
Xerophytes	16	1,06	± 0,008	± 0,032
Zahl der Beobachtungen	1318	—	—	—

Die Ergebnisse bei den verschiedenen Pflanzen sind in Tabelle II ohne Bezugnahme auf die Varietäten zusammengestellt. Das Studium der Tabelle zeigt, daß nur geringe Unterschiede in bezug auf das Vermögen die Bodenfeuchtigkeit vor dem Welken zu vermindern, bestehen. Sorghum, Hirse, Weizen, Hafer und Gerste und die Gräser verhalten sich annähernd gleich. Roggen und Reis scheinen etwas geringer als der Durchschnitt zu sein; Mais und die Leguminosen dagegen ein wenig höher.

Indirekte Methoden zur Bestimmung des Welkungskoeffizienten.

Macht man die Annahme, daß das Wachstum annähernd aufhört, wenn die Pflanzen in einen dauernd welken Zustand übergehen, so zeigt der Welkungskoeffizient die unterste Grenze an, bei der die Feuchtigkeit eines bestimmten Bodens zum Wachstum noch verfügbar ist. Diese Bestimmung wird daher wichtig bei allen kritischen Untersuchungen über das Verhältnis zwischen Vorrat an Bodenfeuchtigkeit und Entwicklung der Ernte, da der Welkungskoeffizient die Data liefert, aus denen man die zum Wachstum verfügbare Bodenfeuchtigkeit berechnen kann.

Die direkte Bestimmung des Welkungskoeffizienten erfordert mehrere Tage dauernde Beobachtungen. In Anbetracht der Wichtigkeit solcher Bestimmungen bei agronomischen und ökologischen Untersuchungen, versuchten Verfasser festzustellen, ob der Welkungskoeffizient sich nicht durch eine indirekte Methode, beruhend auf dem Verhältnis der Bodenfeuchtigkeit, am Welkungspunkte zur Retention der Bodenfeuchtigkeit durch rein physikalische Methoden festgestellt, bestimmen läßt.

Zur Bestimmung der Haftkraft der Feuchtigkeit an den Boden wurden vier verschiedene Methoden benutzt.

1. Die Feuchtigkeitsäquivalentmethode. Der Feuchtigkeitsäquivalent[1]) ist die Menge Wasser, in Prozenten ausgedrückt, welche von einer 1 cm dicken Bodenschicht zurückgehalten wird nachdem diese einer 1000 mal so starken Zentrifugalkraft als die Schwerkraft (der Erde) ausgesetzt worden ist. In folgender Tabelle (III) sind Welkungskoeffizient und Feuchtigkeitsäquivalent einer Reihe Böden zusammengestellt. Diese Böden bilden eine Serie von grobem Sand bis zum Ton.

---

1) Briggs, L. J. and Mc Lane, J. W., Moisture equivalent determinations and their application. Proc. Amer. Soc. of Agronomy 1910, Vol. II, pag. 138—147.

Tabelle III.

Die Beziehung des Welkungskoeffizienten zum Feuchtigkeitsäquivalent in von Sand bis auf Ton variierenden Boden.

No.	Bodenarten	Feuchtigkeitsäquivalent	Welkungskoeffizient		Verhältnis des Feuchtigkeitsäquivalent z. Welkungskoeffizient
			Zahl der Bestimmungen	Mittel	
7	Grober Sand	1,6	11	0,9	1,78
2	Feiner Sand	4,7	16	2,6	1,81
8	„ „	5,5	3	3,3	1,67
9	„ „	6,7	2	3,6	1,86
3	Sandiger Lehm	9,7	9	4,8	2,02
10	„ „	11,9	3	6,3	1,89
4	Feiner sandiger Lehm . .	18,1	13	9,7	1,87
12	Lehm	18,9	3	10,3	1,83
A	Sandiger Lehm	19,6	1	9,9	1,98
B	Feiner sandiger Lehm . .	19,9	1	10,8	1,84
C	„ „ „ . .	22,1	1	11,6	1,90
5	Lehm	25,0	12	13,9	1,80
D	„	27,0	1	15,2	1,78
13	Toniger Lehm	27,4	2	14,6	1,88
14	„ „	29,3	4	16,2	1,81
E	„ „	30,0	1	16,5	1,82
6	„ „	30,2	16	16,3	1,85
					1,84

Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses $\pm$ 0,013.

Die Feuchtigkeitsäquivalente obiger Tabelle sind in jedem Falle Mittelwerte zweier Bestimmungen. Das Bedeutungsvolle der in dieser Tabelle niedergelegten Resultate ist die Tatsache, daß trotz den breiten Variationen der Wasserzurückhaltung der untersuchten Böden das Verhältnis des Feuchtigkeitsäquivalentes zum Welkungskoeffizienten innerhalb der experimentellen Fehlergrenzen konstant zu sein scheint. Mit anderen Worten, zwei Bestimmungen der Haftkraft der Feuchtigkeit an den Boden, die eine eine physikalische, die andere eine physiologische, zeigen ein geradliniges Verhältnis, welches von der Beschaffenheit des Bodens unabhängig ist. Dieses Verhältnis kommt in folgender Formel zum Ausdruck:

$$\text{Welkungskoeffizient} = \frac{\text{Feuchtigkeitsäquivalent}}{1{,}84 \pm 0{,}013}.$$

2. Die Methode des Hygroskopiekoeffizienten. Der Koeffizient der Hygroskopie ist der Prozentsatz Feuchtigkeit, welchen trockene Erde von einer bei 20° C gesättigten Atmosphäre, aufnimmt. Ein Vergleich des Hygroskopiekoeffizienten mit dem Welkungskoeffizienten derselben Reihe Böden ist in folgender Tabelle (IV) niedergelegt:

Tabelle IV.

Die Beziehung des Welkungskoeffizienten zum Hygroskopiekoeffizient in von Sand bis auf Ton variierenden Boden.

No.	Bodenarten	Hygroskopiekoeffizient	Welkungskoeffizient		Verhältnis des Hygroskopiekoeffizient z. Welkungskoeffizient
			Zahl der Bestimmungen	Mittel	
7	Grober Sand	0,5	11	0,9	0,556
2	Feiner Sand	1,5	16	2,6	0,577
8	" "	2,3	3	3,3	0,698
9	" "	2,3	2	3,6	0,639
3	Sandiger Lehm	3,5	9	4,8	0,729
10	" "	4,4	3	6,3	0,699
4	Feiner sandiger Lehm . .	6,5	13	9,7	0,670
12	Lehm	7,8	3	10,3	0,757
A	Sandiger Lehm	6,3	1	9,9	0,636
B	Feiner sandiger Lehm . .	6,6	1	10,8	0,611
C	" " " . .	7,5	1	11,6	0,646
5	Lehm	9,8	12	13,9	0,705
D	"	9,6	1	15,2	0,631
13	Toniger Lehm	11,8	2	14,6	0,808
14	" "	13,2	4	16,2	0,815
E	" "	11,2	1	16,5	0,679
6	" "	11,4	16	16,3	0,700
					0,680

Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses $\pm$ 0,012.

Die Hygroskopiekoeffizientenbestimmungen der Tabelle sind Mittel doppelter Bestimmungen. Wie man sieht, ist das mittlere Verhältnis des Hygroskopiekoeffizienten zum Welkungskoeffizienten 0,68, bei einer Fehlergrenze von $\pm$0,012. Ist der Hygroskopiekoffizient bekannt, so bietet dieses Verhältnis folgendermaßen eine zweite Methode zur Bestimmung des Welkungskoeffizienten:

$$\text{Welkungskoeffizient} = \frac{\text{Hygroskopiekoeffizient}}{0{,}68 \pm 0{,}012}.$$

3. Die Wasserkapazitätsmethode. Unter Wasserkapazität versteht man die maximale Menge Wasser, welche von einer 1 cm hohen Bodensäule gegen die Schwerkraft zurückgehalten wird. Ein Vergleich der Wasserkapazität mit dem Welkungskoeffizienten einer Reihe von 15 Böden ist in folgender Tabelle (V) niedergelegt.

Wie man an dieser Tabelle sieht, ist das Verhältnis der Wasserkapazität zum Welkungskoeffizienten nicht konstant; doch erhält man ein annähernd konstantes Verhältnis, wenn man der Wasserkapazität erst 21 abzieht. Das Verhältnis der Wasserkapazität minus 21 zum

Tabelle V.

Die Beziehung des Welkungskoeffizient zur Wasserkapazität.

No.	Bodenart	Wasser-kapazität Prozent	Welkungs-koeffi-zient Prozent	Verhältnis der Wasserkapazität — 21 zum Welkungs-koeffizienten
7	Grober Sand	23,2	0,9	2,44
2	Feiner Sand	29,9	2,6	3,40
8	„ „	28,5	3,3	2,27
9	„ „	31,4	3,6	2,84
F	Sandiger Lehm	44,9	8,3	2,88
G	„ „	50,1	9,5	3,06
H	Lehm	55,9	11,0	3,17
I	„	58,6	11,6	3,24
J	„	59,8	11,7	3,30
86	Toniger Lehm	54,2	13,8	2,40
K	„ „	58,2	14,7	2,52
L	„ „	63,2	14,9	2,83
M	„ „	71,3	15,0	3,35
N	„ „	67,2	15,7	2,94
O	„ „	69,5	16,7	2,90
				2,90

Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses ± 0,06.

Welkungskoeffizienten ist, bei den 15 untersuchten Böden, 2,90 ± 0,06; und das Verhältnis läßt sich durch folgende Formel ausdrücken:

$$\text{Welkungskoeffizient} = \frac{\text{Wasserkapazität} - 21}{2,9 \pm 0,06}.$$

4. Die Methode der mechanischen Analyse. Bei dieser Methode werden der Sand-, der Schlamm- und der Tongruppe der Teilchen ein Koeffizient des Wasserzurückhaltungsvermögens erteilt, unter Benutzung der Methode des kleinsten Quadrates. Bei dem Versuche, eine Korrelation zwischen der mechanischen Zusammensetzung, wie sie durch mechanische Analyse gefunden wird und dem Welkungskoeffizient zu ermitteln, benutzten wir dieselben relativen Werte für Sand, Schlamm und Ton, welche von Briggs und McLane[1]) erhalten wurden. Die tatsächlichen Werte der Koeffizienten wurden so gewählt, daß die besten berechneten Werte des Welkungskoeffizienten erhalten wurden. Wir benutzten folgende Formel:

$$\text{Welkungskoeffizient} = 0,01 \text{ Sand} + 0,14 \text{ Schlamm} + 0,57 \text{ Ton}.$$

1) The Moisture Equivalent of Soils. United States Department of Agriculture, Bureau of Soils, Bulletin 45, 1907.

In dieser Formel bedeutet „Sand“ das Gewichtsprozent der Teilchen von 2—0,05 mm Durchmesser, „Schlamm“ dasjeniger solcher von 0,05—0,005 mm Durchmesser und Ton dasjenige solcher von einem Durchmesser geringer als 0,005 mm. Folgende Tabelle (VI) enthält die mechanische Zusammensetzung eines jeden Bodentypus, den aus obiger Formel berechneten Welkungskoeffizienten, den beobachteten Wert des Welkungskoeffizienten, die Differenz zwischen den beobachteten und den berechneten Werten und das Verhältnis der beobachteten zum berechneten Werte.

Tabelle VI.

Vergleich des beobachteten Welkungskoeffizienten mit dem bei der Berechnung aus der mechanischen Analyse gefundenen.

No.	Bodenarten	Grober Sand 2 bis 0,25 mm	Feiner Sand 0,25 bis 0,05 mm	Schlamm 0,05 bis 0,005 mm	Ton 0,005 bis 0 mm	Welkungskoeffizient Berechnet	Welkungskoeffizient Beobachtet	Abweichungen	Verhältnis des Beobachteten zum Berechnungsgefundenen
7	Grober Sand · · ·	60,4	37,1	0,8	1,6	1,8	0,9	+ 0,9	0,50
2	Feiner Sand · · ·	28,2	64,4	4,7	3,9	3,1	2,6	+ 0,5	0,84
8	„ „ · · ·	35,4	55,1	4,8	4,5	3,6	3,3	+ 0,3	0,92
9	„ „ · · ·	29,9	56,7	5,0	8,2	3,8	3,6	+ 0,2	0,95
3	Sandiger Lehm · ·	33,1	50,0	8,6	7,5	4,9	4,8	+ 0,1	0,98
4	Feiner sandiger Lehm · · · · ·	2,8	59,8	30,2	6,9	10,3	9,7	+ 0,7	0,94
12	Lehm · · · · · ·	3,4	55,5	21,8	19,1	9,5	10,3	— 0,8	1,08
A	Sandiger Lehm · ·	32,4	28,8	26,7	11,8	9,9	9,9	0,0	1,00
B	Feiner sandiger Lehm · · · · ·	15,8	42,4	28,7	12,9	10,7	10,8	— 0,1	1,01
C	Feiner sandiger Lehm · · · · ·	19,2	35,6	30,6	14,7	11,4	11,6	— 0,2	1,02
5	Lehm · · · · · ·	2,0	48,8	37,7	12,3	13,5	13,9	— 0,4	1,03
D	„ · · · · · ·	3,6	35,2	41,4	14,4	14,6	15,2	— 0,6	1,04
14	Toniger Lehm · ·	5,1	27,0	35,2	32,5	14,5	16,2	— 1,7	1,12
E	„ „ · ·	3,2	43,7	45,1	17,1	16,0	16,5	— 0,5	1,03
6	„ „ · ·	4,4	20,5	52,6	22,0	16,6	16,3	+ 0,3	0,98

Mittelsverhältnisse · · · · · · · · · · · · · · · 1,00

Wahrscheinlicher Fehler des Mittelsverhältnisses $\pm$ 0,025

Das in der letzten Spalte der Tabelle angegebene Verhältnis des beobachteten zum berechneten Werte des Welkungskoeffizienten liefert eine Grundlage zum Vergleich in Bezug auf Genauigkeit mit den anderen physikalischen Messungen. Das Mittelverhältnis ist 1,00 bei einer Fehlergrenze von $\pm$ 0,025. Ist die mechanische Analyse gegeben, so hat man also folgende Formel zur Bestimmung des Welkungskoffizienten:

$$\text{Welkungskoeffizient} = \frac{0{,}01 \text{ Sand} + 0{,}12 \text{ Schlamm} + 0{,}57 \text{ Ton}}{1 \pm 0{,}025}$$

Es ergibt sich also ein geradliniges Verhältnis zwischen Welkungskoeffizient und den verschiedenen physikalischen Messungen des Wasserhaltungsvermögens insofern sie geprüft wurden. Diese Verhältnisse[1]) sind in folgenden Tabellen zusammengestellt. Durch den zweiten eingeklammerten Ausdruck ist der aus den Beobachtungen berechnete wahrscheinliche Fehler des Verhältnisses angegeben:

$$\text{Welkungskoeffizient} = \frac{\text{Feuchtigkeitsäquivalent}}{1{,}84\ (1 \pm 0{,}007)}.$$

$$\text{Welkungskoeffizient} = \frac{\text{Hygroskopiekoeffizient}}{0{,}68\ (1 \pm 0{,}018)}.$$

$$\text{Welkungskoeffizient} = \frac{\text{Wasserkapazität} - 21}{2{,}90\ (1 \pm 0{,}021)}.$$

$$\text{Welkungskoeffizient} \doteq \frac{0{,}01\ \text{Sand} + 0{,}12\ \text{Schlamm} + 0{,}57\ \text{Ton}}{(1 \pm 0{,}025)}.$$

Zum ersten Male wird durch diese Formeln ein Verhältnis zwischen den verschiedenen physikalischen und physiologischen Messungen des Wasserhaltungsvermögens des Bodens festgestellt. Sollten infolge weiterer Forschung die Welkungskoeffizienten vielleicht etwas modifiziert werden, so glauben Verfasser doch, daß diese nun festgestellten Verhältnisse bei Studien über den Feuchtigkeitsbedarf von Pflanzen, praktischen Wert erlangen werden, auf dem Felde sowie im Laboratorium. Ganz besonders bietet die Feuchtigkeitsäquivalentmethode ein schnelles und zweckmäßiges Hilfsmittel zur Bestimmung des Welkungskoeffizienten. Ist dieser unbekannt, so können Messungen der Bodenfeuchtigkeit nicht gedeutet werden.

---

1) Für eine ausführlichere Darstellung siehe „Indirect Methods for Measuring the Wilting Coefficient of Soils“, L. J. Briggs and H. L. Shantz, Bot. Gaz. 1911. Vol. LIII. Weitere Tatsachen sind auch angegeben in Bulletin 230, Bureau of Plant Industry, U. S. Department of Agriculture, l. c.

Bureau of Plant Industry U. S. Dept. of Agriculture Washington D. C.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Über eine Korrelationserscheinung bei Allium Cepa L.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **Georg Lakon** (Tharandt).

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß ein Organ, sobald es in irgend einer Weise außer Funktion gestellt wird, für gewöhnlich dem Verfall geweiht ist. Wird z. B. ein Blatt seiner Spreite beraubt, so fällt der funktionslos gewordene Blattstiel bald ab; wird ein Stengel seiner Organe beraubt und ist eine Regeneration letzterer unmöglich, so trocknet der betreffende Stengel bis zu dem nächsten Knoten, wo Organe vorhanden sind, ab, und somit wird der funktionslose Stengelteil abgestoßen [1]).

Nach diesen Erfahrungen wäre auch bei dem Blütenstengel der gemeinen Zwiebel (Allium Cepa L.) ein Zugrundegehen zu erwarten, sobald er seiner Blütenanlagen beraubt würde, denn die physiologische Funktion des Blütenstengels ist das Tragen der Blüten und das Leiten der für die letzteren bestimmten Nährstoffe.

Dies ist jedoch nicht der Fall. Der dekapitierte Stengel bleibt vollständig gesund am Leben erhalten, zum mindesten so lange, als wenn er intakt geblieben wäre. Der korrelative Zusammenhang zwischen Blütenstengel und Blüten bleibt aber keinesfalls aus. Der dekapitierte Blütenstengel wächst nämlich in die Dicke kräftig weiter, viel kräftiger, als wenn er intakt geblieben wäre. Insbesondere ist die mittlere Partie des Stengels derjenige Teil, welcher das am meisten lebhafte Wachstum zeigt und stark bauchförmig anschwillt. Schließlich bekommt der Stengel ein abnormes, keulenförmiges Aussehen, wie es Fig. 1 demonstriert.

Das Längenwachstum des dekapitierten Stengels wird dagegen bald nach der Dekapitation sistiert.

---

1) Vgl. L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 403. Jena 1904 (Fischer).

Diese Folgen der Dekapitation treten stets regelmäßig auf, wenn die betreffenden Blütenstengel sich zur Zeit der Operation in wachstumstätigem Zustand befinden.

Wenn man die derart deformierten, bauchförmig angeschwollenen Blütenstengel öffnet, so sieht man, daß sie eine große Höhlung bergen; die Wände dieser Höhlung sind sehr stark entwickelt und die innere Reihe der Gefäßbündel ragen fast frei in das Innere hinein. Diese Gefäßbündel sind mit der größten Leichtigkeit als ziemlich dicke Fäden loszulösen.



Fig. 1. Zwei Pflanzen von Allium Cepa L. Die linke Pflanze trägt einen intakten, normal entwickelten Blütenstengel. Die rechte Pflanze trägt einen infolge der Dekapitation der Dicke nach kräftig entwickelten und bauchförmig angeschwollenen Blütenstengel. (ca. 1/4 nat. Größe.)

Fig. 2 zeigt die anatomische Struktur eines solchen, infolge der Dekapitation stark verdickten Blütenstengels. Nach der mit zahlreichen Spaltöffnungen versehenen Epidermis folgt das Assimilationsgewebe, und nach diesem die erste, äußere Reihe von kleinen Gefäßbündeln. Diesen folgt das mächtig entwickelte, farblose, aus großen parenchymatischen Zellen bestehende Grundgewebe. In den äußersten Partien dieses Gewebes sind die großen, inneren Gefäßbündel eingebettet. Außerhalb dieses inneren Gefäßbündelringes ist das Grundgewebe stark zusammengefallen. An den Stellen zwischen den Gefäßbündeln ist dieses Gewebe außerdem vielfach zerrissen; dadurch kommt ein freies Hineinragen der Gefäßbündel in die Höhlung des Stengels zustande.

Bei den normal entwickelten Blütenstengeln ist die Wandung in ihrer Gesamtheit schwach entwickelt. Auch die einzelnen Gewebe und Gewebeelemente weisen eine schwache Entwicklung auf, der charakteristische Unterschied liegt jedoch vor allem in der sehr schwachen

Entwicklung des Grundgewebes. Die beiden Gefäßbündelringe liegen daher viel näher aneinander als bei den dekapitierten Stengeln. Zudem hat dieses Gewebe hier eine festere Beschaffenheit, ist weder zusammengefallen noch zerrissen und schließt die Gefäßbündel lückenlos um; letztere ragen daher nicht in das Innere der Stengelhöhlung hinein.

Nach den besprochenen Verhältnissen muß man annehmen, daß nach der Entfernung der Blütenanlagen, d. h. der Verbrauchsstelle von ansehnlichen Mengen von Nährstoffen, letztere den Zellen des Blütenstengels zugute kommen.

Daß der in der besprochenen Weise entwickelte dekapitierte Blütenstengel die Funktion eines Blattes erfüllt, scheint mir sicher,

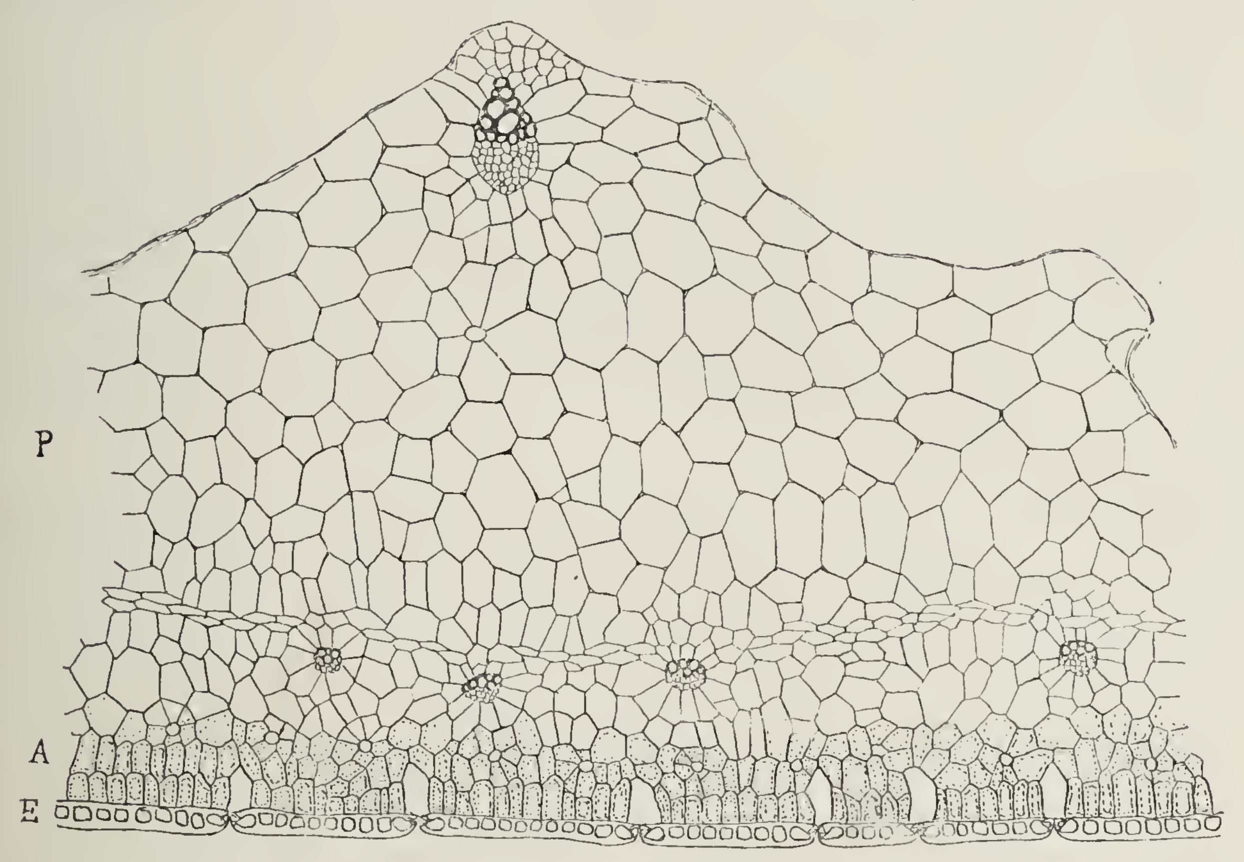


Fig. 2. Querschnitt durch den infolge der Dekapitation bauchförmig angeschwollenen Blütenstengel von Allium Cepa L. *E* Epidermis; *A* grünes Assimilationsgewebe; *P* parenchymatisches Grundgewebe. Unten im Grundgewebe vier kleine Gefäßbündel (äußerer Gefäßbündelring). Oben in der Mitte ein großes Gefäßbündel des inneren Gefäßbündelringes. Vergr. 30.

denn sein Bau entspricht demjenigen eines Blattes. Dafür spricht auch der Umstand, daß die dekapitierten Stengel allmählich eine intensiv grüne Farbe annehmen, während die normalen hell gelblichgrün erscheinen. Diese Anhäufung von Chlorophyll spricht entschieden für eine assimilatorische Tätigkeit; andererseits entspricht die starke Entwicklung des parenchymatischen Grundgewebes und der inneren Höhlung der Tendenz zu einer Erhöhung des Gasaustausches.

Die Vergrößerung der Oberfläche des Organs entspricht ebenfalls seiner neuen Tendenz zu einer assimilatorischen Tätigkeit. Für die Transpiration kommt diese Oberflächenvergrößerung nicht wesentlich in

Betracht, da, wie ich feststellen konnte und auch zu erwarten war, eine Vermehrung der Zahl der Spaltöffnungen nicht stattgefunden hat.

Eine andere Funktion, als die eines Blattes, ist natürlich ausgeschlossen und die Annahme des Wachsens und Gedeihens eines funktionslosen Organs widerspricht wiederum den sonstigen Erfahrungen.

Die Erscheinung ist für den korrelativen Zusammenhang von Organen sehr instruktiv und bei seiner leichten Herstellung als Vorlesungsdemonstrationsobjekt sehr geeignet. Sie demonstriert in unverkennbarer Weise die Korrelation zwischen Blüten und Blütenstengel: sobald das Gleichgewicht zwischen diesen beiden Organen gestört wird, ändert der Blütenstengel Form und Funktion und bleibt in dieser Weise am Leben erhalten.

Die beschriebenen Folgen der Dekapitation bleiben, wie schon erwähnt, nie aus, wenn die Operation in einer Zeit vorgenommen wird, in welcher der Blütenstengel in wachstumstätigem Zustand sich befindet.

Im Gegensatz dazu ist die Entwicklung der intakten Blütenstengel nicht immer die normale. Abnormitäten, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit den dekapitierten Stengeln aufweisen, sind keine allzugroßen Seltenheiten.

Gewöhnlich ist bei solchen Abnormitäten der ganze Stengel abnorm stark entwickelt; auch die Tendenz zu einer bauchförmigen Anschwellung ist oft bei denselben ziemlich deutlich, doch habe ich nie einen in der Weise deformierten Blütenstengel gesehen, der die charakteristische bauchförmige Anschwellung in solchem Maßstabe aufwies, so daß er zur Seite eines infolge der Dekapitation deformierten Stengels zu stellen wäre.

Die anatomische Struktur dieser ohne Dekapitation entstandenen Abnormitäten ähnelt ebenfalls derjenigen der dekapitierten Blütenstengel, nur die Farbe derselben ist meistens, im Gegensatz zu derjenigen der dekapitierten, eine hellgrüne, noch heller als bei den normal entwickelten Stengeln.

Diese abnormen Fälle tun der Erscheinung durchaus keinen Abbruch, sie sind im Gegenteil berufen, einen tieferen Einblick in diese Verhältnisse zu verschaffen. Sie zeigen nämlich, daß die in den Blütenstengeln schlummernde Tendenz zur Deformation auch durch andere Mittel als durch Dekapitation erweckt werden kann. Als solche Mittel scheinen diejenigen äußeren Faktoren in der Natur von Wirksamkeit zu sein, welche für die Blütenbildung und weitere Entwicklung ungünstig sind. Als solche Faktoren scheinen z. B. der Lichtmangel sowie große Feuchtigkeit (Unterdrückung der Transpiration) in Betracht zu

kommen, wie ich durch die Beobachtung feststellen konnte. Sehr kräftig entwickeln sich z. B. diejenigen Stengel, welche an beschatteten, zwischen anderen Pflanzen wachsenden Individuen entstanden sind. Sie wachsen aber auch sehr kräftig in die Länge, sie sind stark vergeilt.

Die blütenhemmenden Faktoren wirken gleichsinnig wie Dekapitation, nur viel schwächer als letztere.

Die Verhältnisse leuchten ohne weiteres ein, denn eine Hemmung der Blütenbildung und der weiteren Blütenentwicklung bedeutet auch eine Herabsetzung der normalen Funktion des Blütenstengels, ähnlich wie eine Dekapitation die vollständige Aufhebung der Funktion desselben bedeutet. Die Ursache ist gleicher Natur, nur der Grad der Wirkung ist ein verschiedener.

Die Folgen beider Wirkungen sind daher gleicher Natur, sie weichen nur in bezug auf den Grad voneinander ab.

Es ist ja auch zur Genüge bekannt, daß die Folgen der vollständigen Entfernung eines Organs auch durch Eingipsen desselben zu erzielen sind. Das Eingipsen hebt die Funktion des betreffenden Organs vollständig auf, die Wirkung der ungünstigen äußeren Faktoren nur teilweise.

Es ist ferner wahrscheinlich, daß auch andere Eingriffe denselben Effekt auszulösen vermögen. Vielleicht auch das Entfernen sämtlicher Blätter zur Zeit der Blütenbildung wird zu einer Deformation des Blütenstengels führen. Diesen Eindruck machten mir Individuen, bei welchen die Blätter größtenteils stark beschädigt waren. Hier wäre der Mangel der für die weitere Entwicklung der Blüten nötigen Nährstoffe der Grund zu einer blattartigen Veränderung des Blütenstengels.

Eine genaue experimentelle Feststellung der Wirkung der für die Blütenbildung ungünstigen äußeren Faktoren und Eingriffe auf die Gestaltung des Blütenstengels der Zwiebel behalte ich mir für das nächste Jahr vor und hoffe, durch diese Versuche einen tieferen Einblick in den korrelativen Zusammenhang zwischen Blütenstengel und Blüten zu gewinnen.

Die große Plastizität des Blütenstengels der Zwiebel macht denselben überhaupt für solche experimentell-morphologischen Studien sehr geeignet.

In der Literatur konnte ich einen ähnlichen Fall nicht finden[1]).

---

1) Über Veränderungen der vegetativen Teile im allgemeinen infolge der Unterdrückung des Blühens vgl. H. Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie der Pflanzen, Tübingen 1908, und A. Hansen, Referat in Bot. Ztg. II, 1909, Bd. LXVII, pag. 201—212.

Laubmoosstudien I.

Die Verfärbung der Polytrichaceen in alkalisch reagierenden Flüssigkeiten.

Von **Karl v. Schoenau**, München.

(Mit Tafel IX.)

Die in folgenden Zeilen geschilderte Erscheinung der Verfärbung der Polytrichaceen in alkalisch reagierenden Flüssigkeiten wurde beobachtet bei dem Versuche, diese Moose untergetaucht in Leitungswasser, destilliertem Wasser und in (meist 0,25 %igen) Lösungen verschiedener Salze zu kultivieren, um so Veränderungen des normalen Wachstums und der Gestaltung der vegetativen Organe zu erhalten. Als Versuchspflanzen dienten Polytrichum commune, formosum, strictum und juniperinum, sowie Catharinaea undulata; die Stämmchen wurden mit destilliertem Wasser gründlich abgewaschen und nach Möglichkeit von anhaftenden Humusteilchen und Fremdkörpern gereinigt. Der unterirdische, rhizomartige Teil wurde stets ganz entfernt, die basale Partie des oberirdischen Sprosses von Polytrichum strictum des mit Fremdkörperchen innig vermengten Rhizoidfilzes beraubt. Die kräftigen Polytrichum-Stämmchen kamen, zu Büscheln vereint, in Glaszylindern aufrecht in Kultur, die schwächeren Catharinaea-Sprosse liegend in die Flüssigkeit. Bei Auftreten von Pilzen und Bakterien war zuweilen eine Erneuerung der Lösung notwendig. Die Kulturen standen in einem Gewächshaus des botanischen Gartens, ziemlich hoher Temperatur (Wasserwärme in den Sommermonaten von 16—28° C schwankend) und Belichtung ausgesetzt, Kontrollversuche an einem Nordfenster des Instituts mit der gleichmäßigen Temperatur von 18—19° C.

Die Versuche wurden ausgeführt im pflanzenphysiologischen Institut in München; Herrn Geheimrat v. Goebel möchte ich an dieser Stelle für sein stetes liebenswürdiges Entgegenkommen meinen innigen Dank zum Ausdruck bringen.

Die in morphologischer Hinsicht gewonnenen Ergebnisse sollen, da die Versuche nicht vollständig abgeschlossen sind, erst später zur Mitteilung gelangen.

Vorauszuschicken sind einige Bemerkungen über den Bau des Polytrichum-Blattes und die Struktur seiner Zellen, deren Kenntnis für den Vergleich mit den in den Versuchen auftretenden Erscheinungen wissenswert ist.

Das Polytrichum-Stämmchen ist in seinem oberen Teil von allseitig abstehenden, dunkelgrünen Blättern besetzt; nach unten, gegen die Basis des Sprosses hin, sterben die Blätter allmählich ab und nehmen dann eine hell- bis dunkelbraune Farbe an. Das Blatt gliedert sich in zwei Hauptteile, in einen unteren, nur in der Jugend Chloroplasten führenden, im fertigen Zustande vollständig hyalinen, dem Stämmchen dicht anliegenden und es teilweise umfassenden Scheidenteil und in den grünen, turgeszent abstehenden bis zurückgekrümmten Blatteil. Während bei den meisten Laubmoosen das Blatt eine einschichtige Zellfläche darstellt, die nur in ihrer Mitte von einer schmalen mehrschichtigen Rippe durchzogen werden kann, nimmt bei den Polytrichum-Arten die Rippe den größten Teil der Blattfläche ein und die eigentliche Spreite stellt eine einschichtige, bei manchen Arten, wie z. B. Polytrichum commune und formosum, nur einige Zellen breite, bei anderen Arten (Polytrichum strictum, juniperinum u. a.) breitere, aber dann chlorophylllose Randzone dar. Auf der Rippe entspringen jene charakteristischen, mehrere Glieder hohen, aber nur eine Zelle breiten Zellplatten, die Lamellen, die in der Längsrichtung des Blattes laufen und das Assimilationsgewebe darstellen, sowie auch der kapillaren Leitung und Festhaltung von Wasser dienen [1]).

Wenn daher der Bau der Blattzellen einzusehen ist, so genügt es hier nicht, das Blatt ausgebreitet auf den Objektträger zu bringen, da dann nur die Zellen der Blattspreite und die des Scheidenteils der Untersuchung zugänglich sind. Ich verfuhr einfach in der Weise, daß ich mit einem scharfen, senkrecht zur Blattfläche gestellten Spatel die Lamellen abschabte und deren Zellen in der Seitenansicht beobachtete; nach Entfernung der Lamellen sind dann auch die Epidermiszellen des Blattes in der Oberflächenansicht zu sehen. Die Zellen der Lamellen erscheinen, von der Seite gesehen, von parenchymatischer polygonaler Gestalt und in Reihen angeordnet. Bei manchen Arten weichen die Zellen der obersten Reihe von den übrigen gestaltlich ab und zeigen, vor allem im Blattquerschnitte gesehen, eine charakteristische, je nach der Art verschiedene und deshalb auch systematisch als Unterscheidungs-

1) Näheres über den Bau des Blattes und der Lamellen siehe bei Lorch, Die Polytrichaceen, eine biologische Monographie. Abhandl. der K. bayr. Akad. der Wiss., Kl. II., Bd. XXIII, Abt. 3, pag. 460ff. 1908.

merkmal verwendete Form. Bei Polytrichum commune erscheinen sie, von der Seite betrachtet, länglich und zwar aufrecht gestellt. Die Wände, mit denen die Lamellenzellen aneinander grenzen, sind im normalen Zustand glänzend hyalin und kräftig entwickelt; besonders stark ist die Verdickung an den Außenwänden der Lamellenendzellen. In jeder Lamellenzelle finden wir einige wenige, aber große, teilweise sogar klumpige, scharf begrenzte, tief grüne Chloroplasten; in den Epidermiszellen des Blattes sind kleine, rundliche Chlorophyllkörper, aber in größerer Zahl vorhanden. Bei Polytrichum strictum enthält das Blatt selbst nur sehr wenig Chlorophyll und die Assimilationstätigkeit ist ganz den Lamellen übertragen. Die Blattscheide enthält nur im Jugendstadium des Blattes kleine Chloroplasten in ihren Zellen.

Zur Herbeiführung der Plasmolyse, die mir als Erkennungszeichen des Lebens der Blattzellen diente, wurde stets 10 %ige Kalisalpeterlösung verwendet; die Abhebung des Zellinhaltes erfolgt dann sofort und in typischer Weise. Sie ist in den abgeschabten Lamellen und den Zellen der einschichtigen Spreite ohne weiteres zu sehen, etwas schwieriger hingegen zu beobachten in den Epidermiszellen der Blattober- und unterseite. Den Eintritt der Plasmolyse (das Abheben der Plasmamembran in den Zellecken) beobachtete ich bei ausgewachsenen Blättern von Polytrichum commune im Januar bei Einwirkung von 6—7 %iger Kalisalpeterlösung, bei Polytrichum formosum im Frühling schon bei 5 %iger Lösung, so daß sich entweder die einzelnen Arten an und für sich schon oder je nach der Jahreszeit verschieden verhalten.

Endlich haben wir noch den Absterbeerscheinungen der Blattzellen einige Betrachtung zu schenken. Schon bei der Untersuchung von normal grünen Blättern fallen uns einzelne Zellen auf, deren Chloroplasten keine scharfe Begrenzung mehr zeigen, eigentümlich granuliert erscheinen und an Stelle ihrer früheren intensiv grünen Farbe ein blaßgrünes Kolorit angenommen haben. Vorzüglich beobachten wir diese Erscheinung in den länglich-rechteckigen Epidermiszellen der Blattoberseite, die die mittlere Partie der Blattrippe bedecken. In derartigen Zellen ist oft schon keine Plasmolyse mehr zu finden. Schreitet die Schädigung fort, so sind die Chloroplasten nicht mehr als einzelne Körper zu erkennen, sondern die ganze Zelle erscheint von einer gleichartigen, blaßgrünen, stark granulierten Masse erfüllt; Plasmolyse tritt in solchen Zellen zumeist nicht mehr ein. In diesem Stadium oder auch schon früher treten stark lichtbrechende, daher hellglänzende Tröpfchen auf, die als Zerfallsprodukte des Chlorophylls

anzusehen sind[1]). Zu ihnen gesellen sich kleine Körperchen von kupferroter Farbe, die oft zu mehreren beisammen in lebhafter Molekularbewegung begriffen sind; sie wurden auch in abgestorbenen Blättern von Funaria hygrometrica von Gr. Kraus 1869[2]) beobachtet. Abgesehen von diesen Zerfallsprodukten sehen wir die Zelle leer, und nur bei Zusatz von Jod oder Methylenblau und anderen Färbemitteln werden kleine schwache Inhaltskörperchen sichtbar.

Das Verhalten von Polytrichum im Leitungswasser beschreibt Goebel in seiner experimentellen Morphologie wie folgt: „Stellt man einen Rasen des Laubmooses Polytrichum commune in Wasser, so sterben die an der Luft gebildeten Blätter bald ab, was sich durch Schwarzwerden kundgibt. Die Spitze des Sprosses wächst aber weiter und bildet grünbleibende, dem Wasserleben angepaßte Blätter“[3]). Die Wiederholung dieses Versuches mit Polytrichum commune, formosum, strictum und mit Catharinaea undulata bestätigte die eben angeführte Beobachtung: Es trat eine starke, bis ins Schwarze gehende Bräunung der Blätter ein, was ich gleichfalls als Zeichen ihres Todes betrachtete. Die dann am Gipfeltrieb neu auftretenden Blätter zeigten eine frisch grüne Farbe (Taf. IX, Fig. 3 stellt die apikale Partie einer solchen Pflanze dar).

Ein ganz anderes Bild als die im Leitungswasser untergetauchten Exemplare zeigen in destilliertem Wasser versenkte Pflanzen. Der auffallende Unterschied, der Pflanzen in Leitungswasser auf den ersten Blick von solchen in destilliertem Wasser kennen läßt, liegt darin, daß die starke Schwärzung, die im Leitungswasser die Blätter befällt, im destillierten unterbleibt und die Pflanzen ihr natürliches frisch grünes Aussehen beibehalten. Die Verfärbung der Blätter im Leitungswasser ist, wie schon aus der eben zitierten Stelle Goebel's hervorgeht, eine so intensive, daß man die Blätter ohne weiteres für tot halten muß. Nur die jüngeren Blätter am Vegetationspunkt behalten ihre grüne Farbe bei und frisches Grün ist auch die Farbe der

---

1) Daß es sich bei diesen Tröpfchen nicht, wie Letzerich (Über die Entwicklungsgeschichte der Lamellen auf der inneren Blattfläche der Polytrichaceen. Wiesbaden 1861) meint, um ein die Stärke ersetzendes Fett handelt, geht wohl schon daraus hervor, daß die Tröpfchen nur in kranken, niemals aber in gesunden Zellen gefunden werden konnten.

2) Gr. Kraus, Einige Beobachtungen über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VII, pag. 511.

3) Goebel, Experimentelle Morphologie der Pflanzen, pag. 36, Teubner 1908.

Blätter an den im Wasser auftretenden Neutrieben. Es lag also die Annahme nahe, daß bei Versenkung in Leitungswasser eine starke Schädigung der Pflanzen eintritt, die sich im Absterben der Landblätter kundgibt, daß aber diese Schädigung überwunden wird und dann ein Fortwachsen des Sproßgipfels und Bildung neuer, den veränderten Verhältnissen angepaßter Blätter stattfindet.

Die nähere Untersuchung eines derartig braun gewordenen Blattes ergibt aber eine interessante Tatsache: Schon bei genauerer Betrachtung fällt uns ein wenn auch nur schwach wahrnehmbarer, grüner Schimmer auf der Blattoberseite auf; die Zellen der Lamellen des schwarzbraunen Blattes enthalten nämlich, wie auch die Mehrzahl der Zellen des Blattes selbst, vollständig normale Chloroplasten; mit Jodjodkalium lassen sich in ihnen deutlich Stärkekörper nachweisen. Bei Zusatz von 10%iger Salpeterlösung tritt sofort Plasmolyse ein. Das gleiche ist auch in den Blattzellen geschwärzter Catharinaea-Blätter zu beobachten. Die Zellen sind demnach lebend und ihr Inhalt unterscheidet sich in keiner Weise von dem der Zellen von Pflanzen im destillierten Wasser[1]). Den besten Beweis für das Leben dieser Blätter bringt aber die Tatsache, daß ihnen gleich den grünen Blättern im destillierten Wasser die Fähigkeit zukommt, aus den Zellen ihrer Lamellen Protonemafäden zu entwickeln, an denen dann zarte junge Pflanzen (blattbürtige Adventivtriebe) entstehen (Taf. IX, Fig. 1 und 2). Diese Erscheinung wird uns später noch eingehend beschäftigen[2]); hier sei nur erwähnt, daß sie bei den Blättern von Catharinaea nicht beobachtet wurde.

Während also das Innere der Blattzellen nicht in wahrnehmbarer Weise verändert ist, erscheinen die Zellwände des ganzen Blatteils, der Rippe, der Spreite wie der Lamellen stark gebräunt. Die ins Schwarze gehende Verfärbung des Blattes ist somit lediglich auf die starke Bräunung der Zellmembranen zurückzuführen. Um in den sich hier abspielenden Vorgang einen Einblick zu gewinnen, müssen wir dem chemischen Aufbau der Zellmembranen bei den Laubmoosen, speziell bei den Polytrichaceen eine Betrachtung widmen.

Die chemische Struktur der Zellmembranen der Laubmoose ist, soweit ich die Literatur überblicken kann, nur von drei Forschern einer eingehenderen Untersuchung unterzogen worden, näm-

1) Bei Entnahme des Blattes aus dem basalen Teil des Stämmchens trifft man natürlich die oben geschilderten Absterbeerscheinungen in den Zellen an.

2) Im II., morphologischen Teil dieser Studien.

lich 1895 von Gjokić[1]), 1900 von v. Derschau[2]) und vor allem 1899 von Czapek[3]). Es sei mir gestattet, einen kurzen Überblick über unsere Kenntnis auf diesem Gebiete zu geben.

Zellulose ist nach Gjokić bei den Lebermoosen stets direkt und in allen Zellwänden nachweisbar, eine Angabe, die nach Czapek sich auf allzu geringes Untersuchungsmaterial gründet und nicht allgemein zutrifft. Bei den Laubmoosen wurde eine direkte Zellulosereaktion nur in vereinzelten Fällen beobachtet, so z. B. von Gjokić im Stämmchenquerschnitt von Catharinaea undulata, in den Zellen um den Zentralstrang und den dünnen Querwänden der Zentralstrangzellen in jüngeren Teilen des Polytrichumsprosses, in den Zellen der Sporogonwand und der Kolumella mancher Moose, von v. Derschau als vorübergehendes Stadium bei der Peristomentwicklung. In der Regel tritt die Zellulosereaktion erst nach Vorbehandlung, so mit Schulze'scher Mischung oder Chromsäure (Gjokić), nach kürzerem oder längerem Kochen in Natronlauge (Czapek) oder nach 24 stündigem Liegen in Eau de Javelle (v. Derschau) ein, dann aber in typischer Weise und in allen Zellen. In Kupferoxydammoniak ist diese Zellulose nur schwer löslich: Gjokić fand, daß Schnitte darin wohl stark quellen, aber sich nicht vollständig lösen; Kamerling[4]) stellte ihre schwere Löslichkeit in den Membranen der Marchantiarhizoiden fest, wo Zellulosereaktion schon ohne Vorbehandlung eintritt. Nur aus den jungen Peristomzähnen konnte v. Derschau die Zellulose ausziehen. Aus all dem geht hervor, daß die Zellulose nicht rein, sondern in inniger Verkettung mit anderen Substanzen in der Membran enthalten ist.

Kutin wurde von v. Derschau in den Zähnen und Ringzellmembranen an älteren Entwicklungsstadien des Peristoms, von Bastit[5]) in der Epidermis des Polytrichumstämmchens nachgewiesen.

Charakteristisch für die Zellwände der Laubmoose ist, daß sämtliche Reaktionen auf „Holz" ein vollständig negatives Resultat ergeben.

---

1) Gjokić, Über die chemische Beschaffenheit der Zellhäute bei den Moosen. Österr. bot. Zeitschr., Jahrg. 45, pag. 330.

2) v. Derschau, Die Entwicklung der Peristomzähne des Laubmoossporangiums. Bot. Zentralbl., Bd. LXXXII, pag. 194.

3) Czapek, Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub- und Lebermoosen. Flora, Bd. LXXXVI, pag. 361.

4) Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Dissert., Jena 1897, pag. 9.

5) Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des mousses. Revue génér. de Botan. 1891, Tome XXX.

Gjokić untersuchte die Membranen von Rhizoiden, von Stamm, Blatt. Seta, Peristom und Sporogonwand der verschiedensten Laubmoose, auch von Polytrichum und erhielt nirgends eine Ligninreaktion. Er kommt daher zu dem Ergebnis, daß in den Membranen der Laubmoose kein Lignin (Hadromal bzw. Vanillin) enthalten ist und sie als vollkommen unverholzt zu bezeichnen sind, ein Resultat, das sowohl Czapek wie auch v. Derschau vollauf bestätigen konnten. Obwohl nun schon Gjokić darauf hinweist, daß es demnach nicht richtig ist, die Ausdrücke „Holz“ und „verholzt“ bei Moosen zu verwenden, so kehren diese Bezeichnungen doch stets in systematischen Werken wieder (z. B. Warnstorf, Sphagnologia universalis, pag. 8, wo vom Holzzylinder des Sphagnumstämmchens die Rede ist und Roth, Die europäischen Laubmoose, Bd. I, pag. 7, wo die Polytrichumsprosse zu den „am meisten verholzten Stengeln“ gerechnet werden). Ich möchte daher nochmals darauf hinweisen, daß der Ausdruck „Holz“ weder in chemischem Sinn (Hadromaleinlagerung in die Membran) noch im anatomischen Sinn (das vom Kambium beim sekundären Dickenwachstum nach innen zu erzeugte Gewebe) bei den Moosen verwendbar ist.

Pektin scheint bei den Laubmoosen überall vorzukommen; so konnte es Gjokić stets mit Rutheniumsesquichlorür nachweisen, v. Derschau fand in den Peristomzähnen starke Pektininkrustierung und Czapek schreibt den Pektinsubstanzen einen bedeutenden Anteil am Aufbau der Membranen zu.

Suberin, von v. Derschau im Peristom gesucht, konnte nicht gefunden werden.

Von besonderem Interesse und für die Zellmembranen der Moose äußerst charakteristisch sind aber zwei Substanzen, deren genauere Kenntnis wir Czapek verdanken und die beide sowohl zusammen in einer und derselben Membran sich vorfinden, wie auch gegenseitig sich in ihrem Vorkommen ausschließen können. Die eine Substanz, deren Vorhandensein durch die Millon'sche Reaktion angezeigt wird, bezeichnete Czapek als Sphagnol, da er sie bei den Torfmoosen in besonders reichlichem Maße fand und auch aus diesen extrahierte. Sie besitzt phenolartigen Charakter und ist, wie schon aus der Tatsache hervorgeht, daß nach ihrer Extraktion die Zellulosereaktion zu erhalten ist, in chemischer Bindung mit der Zellulose vorhanden. Sie wurde auch von v. Derschau in den älteren Peristomzähnen konstatiert.

Die zweite den Moosen eigentümliche Membransubstanz, die sich durch starke Eisenreaktion als Gerbstoff kundgibt, und, da sie besonders reichlich bei Dicranaceen vorkommt, von Czapek die Bezeichnung „Dicranumgerbsäure“ erhielt, ist allen Anzeichen nach gleich dem Sphagnol an die Zellulose gebunden, da auch erst nach ihrer Extraktion eine Zellulosereaktion zu erzielen ist. Sphagnol und Gerbstoff können sich, wie schon erwähnt, gegenseitig ausschließen, und dies scheint für die Mooskapsel zuzutreffen, wo v. Derschau nur Sphagnol fand [1]).

Endlich sind noch Fette anzuführen, die ebenfalls am Aufbau der Membranen teilnehmen, wie Jönsson-Olin gezeigt haben [2]).

Wie steht es nun mit den Zellwänden des Polytrichaceen-Blattes?

Direkte Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod beobachtete Czapek nur bei den Membranen der Blattgrund-(= Blattscheide-?)zellen, bei Catharinaea erhielt er mit dem gleichen Reagens zwar eine starke Quellung der Membranen, aber nur an den Randzellen eine schwache Violettfärbung. Eine solche konnte ich auch in den Verdickungen der Lamellenendzellen bei Polytrichum mit Chlorzinkjod erhalten. Eine deutliche Reaktion tritt aber bei Polytrichum wie Catharinaea erst dann ein, wenn man das Blatt mehrere Stunden (am besten über Nacht) in Eau de Javelle legt, gut auswäscht und Chlorzinkjod zusetzt: Die Wände färben sich sofort schön hellviolett, wobei stets (in den Lamellen, am Blattrand wie im Scheidenteil des Polytrichum-Blattes und in der Spreite bei Catharinaea) eine ziemlich breite, sich nicht färbende Mittellamelle hervortritt. Auch nach Kochen des Blattes mit Kalilauge ist Zellulosereaktion zu erhalten. Die durch die Einwirkung des Leitungswassers gebräunten Blätter zeigen nach Eau de Javelle-Behandlung in gleicher Weise die Zellulosereaktion, ein Anzeichen dafür, daß die Zellulose durch die Verfärbung keine Veränderung erlitten hat. Die oben erwähnte schwere Löslichkeit der Zellulose in Kupferoxydammoniak kommt auch den Blättern von Polytrichum zu. — Die Färbung der

1) Czapek fand bei den von ihm geprüften Dicranum-Arten nur Gerbsäure und kein Sphagnol. Bei Dicranum undulatum konnte ich aber deutliche Millon'sche Reaktion in den Zellwänden des Blattes feststellen; es scheinen somit die einzelnen Arten sich verschieden zu verhalten.

2) Jönsson-Olin, Der Fettgehalt der Moose. Lunds Univers. Årsskr., Bd. XXXIV, Afd. 2, Nr. 1.

Pektine mit Rutheniumrot tritt allenthalben in den Membranen des Blattes auf.

Hinsichtlich des Sphagnols und des Gerbstoffes gehören die Polytrichaceen zu denjenigen Moosen, wo beide Stoffe zusammen vorkommen. Die Millon'sche Reaktion der Wände wurde schon 1886 von Krasser[1]) an den Blattzellen beobachtet und Correns[2]) wie Czapek bestätigen diesen Befund. Sie tritt auch noch bei Blättern ein, die monatelang in absolutem Alkohol, hingegen nicht mehr in solchen, die in Eau de Javelle gelegen hatten.

Gerbstoff wurde von Czapek mittels Eisenreaktion bei Catharinaea „allenthalben", bei Polytrichum „im oberen Teile der Blätter und in den Rippen" gefunden[3]). Zur Reaktion auf Gerbstoff verwendete ich die von Behrens[4]) empfohlene ätherische Eisenchloridlösung in einer Konzentration von 1 : 10, in die ich die ganze Pflanze eintauchte: es tritt dann sofort intensive Schwärzung ein. Diese beruht aber lediglich auf einer Schwarzbraunfärbung der Membranen, der Zellinhalt wird durch das Reagens zwar verändert, zeigt jedoch keine Farbreaktion. Wässerige Eisenchloridlösung (ebenfalls 1 : 10!) wirkt bedeutend langsamer ein; die basalen Blätter färben sich am ehesten schwarz, lange bevor die oberen Blätter eine Verfärbung aufweisen. Was weitere Gerbstoffreaktionen betrifft, so müssen wir von vornherein damit rechnen, daß, da es sich um einen in der Zellmembran enthaltenen Gerbstoff handelt, manche von ihnen versagen werden; so war die Anwendung von Chromsäure und der Tinctura ferri acetici ohne Erfolg[5]). Ein positives Resultat ergab Ferrosulfat (nach Loew-Bokorny[6]) besonders nach vorhergehendem Aufkochen der Blätter in Wasser, sowie die von Dufour angegebene Reaktion mit Salzsäure und Osmiumsäure[7]), die in einer Blauviolettfärbung der Membranen[8]) sich zeigte. Auf den Gerbstoffgehalt

1) Krasser, Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiß in der pflanzlichen Zellhaut. Sitzungsber. Akad. Wien, Dezember 1886, Bd. XCIV, Abt. 1, pag. 146.

2) Jahrb. f. wiss. Botan. 1894, Bd. XXVI, pag. 628.

3) l. c. pag. 371.

4) Behrens, Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten. Leipzig 1908.

5) Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik, pag. 111 u. 113. Tübingen 1892.

6) Zimmermann, l. c. pag. 111.

7) Zimmermann, l. c. pag. 113.

8) Führt man die Dufour'sche Reaktion in vitro mit Tannin- oder Gallusgerbsäurelösung aus, so tritt eine tiefblaue Färbung bzw. Ausfall tiefblauer Körperchen ein; der in der Polytrichummembran hervortretende ins rötliche spielende Farbenton fehlt.

deutet ferner hin die Braunrot- bis Braungelbfärbung der Wände, die bei längerem Liegen des Blattes in Kalilauge eintritt[1]), sowie ihre intensive Blaufärbung bei Einwirkung von wässeriger Methylenblaulösung[2]). Bei den mit Eau de Javelle behandelten Blättern unterbleibt die Gerbstoffreaktion, denn diese Lauge löst in gleicher Weise Sphagnol wie Gerbstoff aus ihrem Verbande mit der Zellulose, und dadurch wird das Eintreten der Zellulosereaktion ermöglicht.

Mit Osmiumsäure allein behandelt färbt sich das Blatt schwärzlich; seine Membranen nehmen eine lila oder schmutziglila Färbung an; ob und inwieweit damit Fette angezeigt werden, wage ich nicht zu entscheiden. Mit Cyanin, das Jönsson-Olin zum Nachweis der Fette verwendeten, tritt eine intensive Färbung der Membranen ein.

Bei Anwendung der wässerigen Lösung von Ferrichlorid, sowie auch bei längerem Verweilen der Pflanze in sehr verdünnter Lösung (nur einige Tropfen der wässerigen Eisenchloridlösung im Liter Aqua destillata) tritt eine eigentümliche Erscheinung zutage, die darin besteht, daß das Polytrichum-Blatt anfangs nur an einer bestimmten Stelle — auch für die jungen Blätter trifft dies zu — sich schwärzt, während seine übrigen Partien noch lange Zeit vollständig grün und unverändert bleiben. Diese schmale querliegende Zone, die sich scharf von dem nichtverfärbten Sproßgewebe abhebt, befindet sich am Grunde des Blatteils, dort, wo dieser in den der Achse sich anschmiegenden Scheidenteil übergeht, gehört aber noch gänzlich dem Blatteile an. Hier ruft das Eisensalz eine starke Bräunung der Membranen in Rippe und Spreite, auch in den an dieser Stelle noch niedrigen Lamellen hervor; der Scheidenteil selbst erscheint hyalin (Taf. IX, Fig. 4). Wenn wir Polytrichum in 0,25 $^0/_0$ige Kaliumkarbonatlösung bringen, die in gleicher Weise wie das Leitungswasser, nur viel schneller, die Membranverfärbung hervorruft, so können wir schön beobachten, daß die Bräunung der Blätter zuerst in der eben beschriebenen Zone einsetzt. Die gleichen Zellen sind es auch, deren Membranen das in sehr stark verdünnter wässeriger Lösung gebotene Methylenblau besonders begierig aufnehmen. Diese Zone bezeichnet gerade diejenige Stelle des Blattes, an der das Schwellgewebe liegt, jenes Gewebe, das durch die Flächenvergrößerung seiner Zellen die eigentümlichen hygroskopischen Bewegungen des Blattes herbeiführt[3]); die Fähigkeit hierzu beruht, wie

1) Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. II, pag. 577.
2) Strasburger, Botan. Praktikum, 4. Aufl., pag. 162.
3) Stoltz, Zur Biologie der Laubmoose. Flora 1902, Bd. XC, pag. 305.

aus den Ausführungen von Lorch[1]) hervorgeht, in erster Linie auf der Beschaffenheit der Zellmembranen in dieser Blattpartie. Der Aufbau der Membranen ist offenbar ein anderer als der bei den übrigen Zellen. Die Prüfung auf Zellulose und Sphagnol ergab jedoch keinen Unterschied. Wir dürfen daher, gerade im Hinblick auf die Quellungsfähigkeit, wohl annehmen, daß die in Rede stehenden Membranen keine verschiedene chemische Zusammensetzung, jedoch eine abweichende physikalische Struktur besitzen, die sie befähigt, das Reagens viel rascher als die übrigen Zellwände in sich aufzunehmen.

Daß im Polytrichum-Blatt zwischen den einzelnen Zellen Verschiedenheiten im Aufbau der Membranen bestehen, auf diese Tatsache hat kürzlich Lorch[2]) hingewiesen. Derartige Unterschiede treten gerade bei der Ausführung der Reaktionen hervor. Am auffallendsten ist wohl das eben geschilderte Verhalten der basalen Zellen des Blattteils. Aber auch die Membran der Blattzähne, auf die gerade Lorch aufmerksam macht und auf deren abweichendes optisches Verhalten er hinweist[3]), hat ihre Besonderheiten: An Polytrichum-Blättern, die eine halbe Stunde in destilliertem Wasser gekocht worden waren und dann mit Osmiumsäure behandelt wurden, waren die Zellwände im allgemeinen schmutziglila, die der Randzähne jedoch tiefviolett gefärbt. Legt man Blätter in Cyanin, so nehmen die Wände tiefblaue Farbe an, die Randzähne hingegen bleiben ungefärbt. In wässeriger Eisenchloridlösung zeigen die Membranen der Zähne wie auch die der austretenden Spitze (Granne) der Reaktion sich leichter zugänglich als die übrigen Zellwände (von der Schwellgewebezone abgesehen). Auch der violette Schimmer, der in den Verdickungen der Lamellenendzellen bei Chlorzinkjodreaktion (ohne Vorbehandlung des Blattes!) sichtbar wird und den anderen Wänden fehlt, ist hier anzuführen.

Es erübrigt noch einen Blick auf den Ausfall der Reaktionen bei jungen, nicht ausgewachsenen Blättern zu werfen: Die Gerbstoffreaktion tritt erst ein, wenn die Zellen ein bestimmtes Alter erreicht haben; sie ist daher an den jungen, den Vegetationspunkt umhüllenden Blättchen

1) Lorch, Der feinere Bau und die Wirkungsweise des Schwellgewebes bei den Blättern der Polytrichaceen. Flora 1910, Bd. CI, pag. 373.

2) Lorch, Über eine eigenartige Form sklerenchymatischer Zellen in den Stereomen von Polytrichum commune. Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. 1911, Bd. XXIX, pag. 590.

3) Flora, Bd. CI, pag. 381.

nur in den ausgewachsenen bzw. älteren Partien zu finden, also in deren apikalem Teile, besonders in der austretenden Blattrippe und den Zähnen (Taf. IX, Fig. 5); die Reaktion erfolgt auch langsamer und ist weniger stark als beim ausgewachsenen Blatt. Die basale Blatteilzone, die an den älteren Blättern in so auffallender Weise die Reaktion zeigt, wird erst, was ja bei dem interkalaren Wachstum des Moosblattes ohne weiteres einleuchtet, verhältnismäßig spät fertig gestellt und tritt daher an jüngeren Blättern nicht hervor. In den jüngsten Blättchen ist überhaupt keine Gerbstoffreaktion wahrzunehmen. Ganz ähnlich verhält es sich mit den Reaktionen auf Sphagnol. Beide Substanzen werden also erst mit zunehmendem Alter in die Membranen eingelagert, wobei jedoch die Beobachtung zu machen ist, daß wiederum die Wände der Randzähne und der Zellen des Blattrandes überhaupt sowie die der in der Mediane der Rippe gelegenen Zellen gegenüber den anderen Zellmembranen bevorzugt sind und in ihnen die Reaktion stärker hervortritt als in den Membranen der anderen gleichalterigen Zellen. Man könnte nunmehr erwarten, daß die jüngsten Blätter, die noch keine Gerbstoff- und Sphagnolreaktion ergeben, direkte Zellulosereaktion aufweisen; dem ist aber nicht so und infolgedessen ist anzunehmen, daß schon in ihnen keine reine Zellulose vorhanden ist.

Durch die Veränderung der Außenbedingungen, die Polytrichum commune an und für sich schon durch das Untertauchen, dann aber noch durch den Zusatz der verschiedenen Substanzen erfährt, wird auch die Form des Blattes betroffen: es ergeben sich hierbei zwei Extremformen von Blättern, von denen die eine, schmal und spitz zulaufend, der Normalform des Polytrichum commune-Blattes sehr nahe steht, die andere aber von der Normalform durch Rückbildung von Rippe und Lamellen und dafür breitere Ausbildung der Spreite abweicht. An diesen „Wasserblättern" ist vor allem bei Anwendung von wässeriger Eisenchloridlösung das Fehlen jener basalen, die Reaktion am ersten und stärksten zeigenden Zone des Blatteils zu konstatieren; die Ausbildung des Schwellgewebes unterbleibt nämlich schon bei Blättern, die in einer wasserdampfsatten Atmosphäre gewachsen sind[1]. Im übrigen stimmen sie mit den Landblättern überein, nur daß bei breiterer Ausbildung der Spreite die Reaktion in dieser nicht sonderlich hervortritt wegen der Dünne der Wände der nur in einer Schicht liegenden Zellen. In den jüngeren „Wasserblättchen" finden wir die Reaktion auf Gerbstoff ebenfalls nur in den Zellen der Blattspitze, von wo sie

1) Lorch, Abhandl. Bayr. Akad. Wiss., l. c. pag. 582.

sich nach unten ausbreitet und auch hier wiederum in den Zähnen des Blattrandes besonders deutlich.

Die Ursache der Zellwandbräunung.

Wir haben Zellulose, Pektin, Fett, Sphagnol und Gerbstoff als die die Zellmembranen der Polytrichaceen-Blätter aufbauenden Substanzen kennen gelernt; es fragt sich nunmehr, welche von ihnen bei dem oben geschilderten Vorgange der Verfärbung der Zellwand im Leitungswasser ausschlaggebend ist.

Es kann dies nur der Gerbstoff sein, denn von den Gerbstoffen wissen wir, daß sie in alkalischer Lösung durch Oxydation eine braunrote Farbe annehmen[1]).

Unser Leitungswasser zeigt im frischen Zustande keine alkalische Reaktion, bekommt diese aber bekanntlich dadurch, daß es bei längerem Stehen Kohlendioxyd verliert und infolgedessen die in ihm enthaltenen sauren primären Karbonate sich in die basisch reagierenden sekundären umwandeln. Deshalb sehen wir die Bräunung der Polytrichum-Blätter auch nicht sofort, sondern erst nach einiger Zeit eintreten. Daß durch die Assimilationstätigkeit der untergetauchten Pflanzen (Verbrauch von CO_2) die Alkalisierung erheblich beschleunigt wird, zeigt sich schon, wenn wir den Zeitpunkt des Eintrittes der alkalischen Reaktion bei Leitungswasser, in dem Pflanzen untergetaucht sind, und bei solchem ohne Pflanzen feststellen. Außerdem wird durch die Assimilation Sauerstoff frei, der sofort auf den Gerbstoff der Wände einwirken kann, wodurch ebenfalls der Prozeß der Bräunung stark gefördert wird. Dementsprechend tritt auch bei Versuchen im Dunkeln, wo die Assimilation ruht, die Verfärbung der Blätter bedeutend später ein. — Auf den Gerbstoff, als den Träger der Membranverfärbung weist auch das Verhalten der im Leitungswasser an Gipfel- wie Seitentrieben neu gebildeten Blätter hin: Diese sind zunächst rein grün; mit zunehmendem Alter werden aber auch sie von der Verfärbung ergriffen. Die Bräunung befällt zuerst den obersten Teil der Rippe, die austretende Granne und die apikalen Zähne, geht von da nach unten, besonders in den Zähnen des Blattrandes und in der Rippe hervortretend und greift schließlich auch auf Spreite und Scheide über: sie breitet sich also genau in der Reihenfolge aus, in der wir vorhin bei den „Wasser“blättern die Einlagerung des Gerbstoffes in die Membranen verfolgen konnten. So zeigen schließlich im

1) Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. II, pag. 577.

Leitungswasser auch die neugebildeten Blätter braun gefärbte Wände, nur mit dem Unterschiede, daß diese Farbe bei ihnen nicht so stark wie bei den Landblättern hervortritt, da infolge der zarten Ausbildung ihrer Wände der Zellinhalt mit seinen grünen Chloroplasten beim Gesamtkolorit des Blattes mehr zur Geltung kommt.

Wenn die Oxydation des Gerbstoffes und damit die Bräunung der Blätter im Leitungswasser mit dessen alkalischer Reaktion in Zusammenhang steht, so muß diese Erscheinung überall dort eintreten, wo Polytrichum in alkalische Lösungen untergetaucht wird, also in Lösungen von a natura stark basischen Salzen oder von neutralen Salzen, die in wässeriger Lösung (2,5 : 1000) alkalisch reagieren; hingegen muß das Moos die natürliche grüne Farbe seiner Blätter beibehalten in neutral und sauer reagierenden Flüssigkeiten, wie in destilliertem Wasser und den Lösungen neutral oder sauer reagierender Salze. Dies trifft auch in der Tat zu: Polytrichum (und auch Catharinaea) behält sein normales Aussehen bei in destilliertem Wasser, in schwach angesäuertem Leitungswasser, in den Lösungen von Sulfaten (so Kalium-, Magnesium-, Ammonium- und Aluminiumsulfat), von Chloriden (z. B. von Kalium-, Magnesium- und Ammoniumchlorid, sowie Zinkchlorid, letzteres in der Konzentration 0,5 : 1000 gereicht) und von Monokaliumphosphat. Die Bräunung tritt außer im Leitungswasser auf in destilliertem, aber durch Kaliumhydroxyd oder Ammoniakzusatz schwach alkalisch gemachten Wasser, in den Lösungen der Karbonate, z. B. von Ammonium- und Kaliumkarbonat, von Di- und Trikaliumphosphat. Je stärker die alkalische Reaktion der Lösung, desto rascher erfolgt die Bräunung der Blätter. Eine Ausnahme scheinen die Nitrate zu machen: Es tritt nämlich in den 0,25 %igen Lösungen von Kaliumnitrat wie von Kalziumnitrat die Bräunung der Blätter, wenn auch langsam, ein, wiewohl die Lösungen genannter Salze neutrale Reaktion aufweisen. Dies ist wohl damit zu erklären, daß die Pflanze das Salpetersäureion aufnimmt und verbraucht, so daß dann das alkalische Kalium- bzw. Kalziumion momentan überwiegt und auf den Gerbstoff der Membranen bei Gegenwart von Sauerstoff seine bräunende Wirkung ausüben kann. Ein nur „momentanes" Überwiegen der alkalischen Ionen ist deshalb anzunehmen, weil mit Phenolphtaleïn keine alkalische Reaktion der Lösung zu finden war; man muß sich daher vorstellen, daß das durch Aufnahme des Säureions im Überschuß befindliche Alkaliion stets vom Gerbstoff gebunden und so die neutrale Reaktion wieder hergestellt wird. In Ammoniumnitratlösung bleibt Polytrichum vollständig unverfärbt; die Lösung selbst reagiert sauer.

Die Erscheinung der Farbenänderung der Polytricha in alkalischen Flüssigkeiten stellt eine Parallelerscheinung zu dem bei Sphagnum rubellum von Paul[1]) beobachteten Farbenwechsel dar, das in Alkalien seinen roten Farbstoff in einen blauen verwandeit. Auch hier handelt es sich nach Katic[2]) um gerbstoffartige, in der Zellmembran enthaltene Farbstoffe[3]). Während aber bei Sphagnum die Verfärbung den Tod der Pflanze anzeigt, läßt sich bei Polytrichum daraus noch kein Schluß auf Leben und Tod der Zellen tun, was ja schon daraus hervorgeht, daß derartige Blätter noch die Fähigkeit der Bildung von Protonema und von Adventivtrieben haben, was nicht nur im Leitungswasser, sondern auch in Versuchen mit anderen alkalisch reagierenden Flüssigkeiten der Fall war.

Saure Reaktion der Polytricha: Anhangsweise sei erwähnt, daß die Polytricha, wenigstens die von mir untersuchten Arten commune, formosum und strictum gleich den Sphagnen sauer reagieren und ihnen fest angedrücktes blaues Lackmuspapier röten. Diese Säure kann auch zur Neutralisierung geringerer Mengen Alkali dienen; wenn man z. B. Polytrichum commune in 0,25 %iger, durch Zugabe von KOH schwach alkalisierte Kaliumnitratlösung versenkt, so ist schon nach etwa 12 Stunden die alkalische Reaktion verschwunden, ohne daß der Gerbstoff der Membranen sich verfärbt hat; die Kontrollösung ohne Pflanzen behält ihre Reaktion bei. Ein ähnlicher Versuch zeigte, daß der Säuregehalt der einzelnen Arten verschieden stark ist. Ein Liter durch Zusatz von Kalilauge ziemlich stark alkalisch gemachtes destilliertes Wasser wurde in gleichen Mengen in drei je einen Liter fassende Zylindergläser verteilt, und diese dann mit destilliertem Wasser voll gefüllt; die Flüssigkeit zeigte auch in ihrer nunmehrigen Verdünnung noch starke Reaktion mit Phenolphtaleïn. In dem einen Glas wurde Polytrichum strictum,

1) Paul, Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna und ihre Ursache, nebst einem Anhang über die Aufnahmefähigkei der Torfmoose für Wasser. Mitteil. der K. bayer. Moorkulturanstalt, Heft 2, 1908.

2) Katic, Beitrag zur Kenntnis der Bildung des roten Farbstoffes (Anthocyan) in den vegetativen Organen der Phanerogamen. Dissert. Halle a. S. 1905.

3) Nach Jönsson (Recherches sur la respiration et l'assimilation chez les Mousses, Compt. rend. des séances Acad. Paris, Tome CXIX) liegen der Braun- bis Braunrotfärbung, die manche Moose an sonnigen Standorten annehmen, ebenfalls Membranfarbstoffe zugrunde; dies ist jedoch nicht allgemein zutreffend. So fand ich bei Bryum pallens einen im Zellsafte gelösten himbeerroten Farbstoff, der zusammen mit den Chlorophyllkörpern den Blättern ihre tief braunrote Farbe verleiht.

im zweiten Polytrichum formosum versenkt. Während die im dritten Glase enthaltene Flüssigkeit, die keine Pflanze enthielt, die Reaktion unverändert beibehielt, war im Glase mit Polytrichum strictum schon nach 24 Stunden die alkalische Reaktion verschwunden; Polytrichum formosum hingegen brauchte zum Neutralisieren der Lösung 4 Tage. Daraus ergibt sich, daß das hochmoorbewohnende Polytrichum strictum bedeutend saurer ist als das waldbewohnende formosum.

Allgemeines Verhalten gegen Alkalien und Säuren: Gleich den Sphagnen erweisen sich auch die Polytricha gegen Alkalien sehr empfindlich. Alkalische Lösungen wirken je nach dem Grad ihrer Alkaleszenz mehr oder minder giftig, während der Schädlichkeitsgrad saurer Lösungen ein viel geringerer ist. Diese Tatsache erinnert an die von Paul bei seinen Untersuchungen über die Torfmoose erhaltenen Resultate. Wenn die alkalische Reaktion eine gewisse Grenze überschreitet, wie z. B. in den Lösungen von Trikaliumphosphat, Kaliumkarbonat, Ammoniumkarbonat oder bei Zusatz von zuviel Kaliumhydroxyd oder Ammoniak zu destilliertem Wasser, so tritt außer der Bräunung der Wände auch eine intensive Schädigung des lebenden Zellinhaltes ein, die zum Tode der Pflanze führt[1]). Das gleiche ist auch der Fall bei einer anfangs nicht schädlich wirkenden, alkalisch reagierenden Flüssigkeit, wenn die Pflanze allzulange in ihr verweilt, so z. B. in Leitungswasser nach einigen Monaten. Die Absterbeerscheinungen stimmen mit den eingangs geschilderten überein (Granulation und Zerfall der Chlorophyllkörper, Auftreten öliger und kupferroter Tröpfchen, Farbloswerden des übrigen Zellinhaltes); die abgestorbenen Teile erscheinen dunkel- bis schwarzbraun gefärbt.

Sauer reagierenden Lösungen gegenüber zeigen sich die Polytricha viel unempfindlicher als gegen die Alkalien; keine einzige von ihnen rief eine so rasche und schwere Schädigung hervor, wie sie bei gleicher Konzentration bei den vorhin erwähnten alkalischen Salzen zu beobachten ist.

Versuche über die Widerstandsfähigkeit von Laubmoosen gegen Säuren sind meines Wissens nur mit Sphagnen gemacht worden[2]); deshalb möchte ich meine mit Polytrichum gemachten Versuche hier kurz anführen, obwohl sie nur Vorversuche darstellen und stark lücken-

---

1) Durch Zusatz von Kaliumchlorid zur Trikaliumphosphatlösung (1 g jedes Salzes : 1000 ccm H_2O) läßt sich die tödliche Wirkung des letzteren Salzes verzögern, da durch das sauer reagierende Chlorid die Alkaleszenz abgeschwächt wird.

2) Vergleiche Paul, l. c. pag. 79.

haft sind. Verwendet wurde 98 % ige Schwefelsäure. Bei 1 ccm dieser Säure im Liter destilliertem Wasser zeigte Polytrichum commune alsbald intensive Schädigung und innerhalb eines Tages schon waren die Pflanzen abgestorben. Auch $^5/_{10}$ ccm wirkten schädlich und erst bei ca. $^4/_{10}$ ccm im Liter blieben die Blätter frisch grün, doch waren auch dann noch keinerlei Wachstumserscheinungen an den Pflanzen zu beobachten; die Gipfelregion war bei ihnen erkrankt und fiel samt den umgebenden Blättern bei Berührung ab[1]). Polytrichum strictum erwies sich gegen die Säure als viel resistenter: Bei 1 ccm Säure im Liter H_2O trat die Schädigung 12 Stunden später hervor als bei commune, bei $^5/_{10}$ ccm war sogar Gipfelwachstum und Austreiben von Seitensprossen festzustellen. Diese größere Widerstandsfähigkeit entspricht der Anpassung der Pflanze an ihren Standort: Polytrichum strictum, im Hochmoor in Gesellschaft der sauren Torfmoose wachsend, ist an viel mehr Säure angepaßt als das vorzüglich in Wäldern wachsende und nur ab und zu weiter ins Hochmoor vordringende Polytrichum commune.

Tritt eine Schädigung der Polytricha durch Säuren ein, also z. B., wie wir eben gesehen, bei Zusatz von Säuren zu Aqua destillata oder in den Lösungen sauer reagierender giftiger Salze wie 0,03 % iger Zinksulfatlösung usw., so ist das Aussehen der Pflanzen völlig abweichend von dem der an zuviel Alkali leidenden. Säuren üben im Gegensatz zu den dunkel färbenden Alkalien eine bleichende Wirkung aus: Die Zellwände bleiben vollständig hyalin, die Chloroplasten, anfangs noch grün oder schmutzig-(bräunlich-)grün, erscheinen stark granuliert, bleiben aber oft noch lange als eigene Körper erhalten oder sie zerfließen auch hier in eine gemeinsame granulierte Masse. Sie verlieren dann ihre Farbe und nehmen eine schmutzig-gelbgrüne bis fahlgelbe Färbung an, schließlich werden sie ganz farblos. Auch die lichtbrechenden Tröpfchen und die kupferroten Gebilde sind zu beobachten. Die ganze Pflanze erscheint gebleicht, die Blätter zeigen ein schmutziges helles Gelbgrün als Farbe, das von dem entfärbten Zellinhalt und nicht von den Zellwänden herrührt.

In der freien Natur finden wir die abgestorbenen Blätter und Sproßteile meist mehr oder minder stark gebräunt; sie schwanken zwischen einem hellen Gelbbraun, fast Ockergelb, bis zu Dunkel- und Schwarzbraun. Dementsprechend erscheinen ihre Zellwände fast noch hyalin oder sie zeigen alle möglichen Tönungen von Ocker- bis Dunkel-

1) Näheres über diesen Vorgang im II. Teil dieser Arbeit.

braun. Der Grad ihrer Bräunung hängt ab von der Menge Alkali, mit der die absterbenden Blätter in Berührung kamen. Im allgemeinen tritt im Freien stets Bräunung ein, da von den auftretenden Fäulnisbakterien, wie bekannt, Ammoniak abgeschieden wird.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Bei Einwirkung alkalisch reagierender Flüssigkeiten tritt bei den Polytrichaceen eine intensive Bräunung der Blätter ein; sie beruht auf der Verfärbung des in den Zellmembranen vorhandenen Gerbstoffes durch Oxydation [1]). Mit diesem Vorgange braucht keine Schädigung der Zelle selbst verbunden zu sein, wie aus deren normalem Inhalt, dem Eintritt der Plasmolyse und der Fähigkeit der gebräunten Blätter, Adventivtriebe zu bilden, hervorgeht.

2. Die Polytrichaceen sind im allgemeinen jedoch sehr empfindlich gegen Alkalien; zu starke alkalische Reaktion der Lösung führt zum Tode der Pflanzen.

3. Sauer reagierende Lösungen erweisen sich zumeist als viel weniger schädlich; infolge von Säurewirkung abgestorbene Polytricha zeigen fahlgelbes Aussehen.

4. Die Polytricha zeigen gleich den Sphagnen eine saure Reaktion.

1) Da auch Dicranum ähnlich wie Polytrichum im Leitungswasser die Verfärbung zeigte, dürfte vielleicht dieser Satz auf alle Laubmoose, soweit sie Gerbstoffe in der Membran enthalten, auszudehnen sein.

Figurenerklärung zu Tafel IX.

Polytrichum commune.

Fig. 1. Die Pflanze war 62 Tage (Oktober bis Dezember) in 1 $^0/_0$iger Ammoniumnitratlösung untergetaucht: Bei der supraoptimalen Konzentration der Lösung ist der Sproßgipfel abgefallen und die Pflanze zeigt keinerlei Wachstumserscheinungen. Die Blätter sind sämtliche grün geblieben. Daraufhin wurde die Pflanze in Leitungswasser untergetaucht: Hier tritt zunächst die Verfärbung der Blätter ein, die eine schwarzbraune Farbe annehmen. Auf den apikalen Blättern erfolgt eine üppige Entwicklung blattbürtiger Adventivtriebe, die, zartgrün, in lebhaftem Kontrast zur dunklen Farbe der ganzen Mutterpflanze stehen. Später treiben noch ruhende Astanlagen im Basalteil wie auch im Laubblatteil des Sprosses

zu Innovationstrieben aus, die wiederum basal zwei- bis dreimal verästelt sind; auch sie sind grün gefärbt. *I* Innovationssprosse.

Fig. 2. Ein apikales Blatt dieser Pflanze mit Adventivtrieben. Adventivtriebe hellgrün, Blatt schwarzbraun, Scheidenteil des Blattes graubräunlich.

Fig. 3. Oberer Teil einer in Leitungswasser untergetauchten Pflanze. Die „Land“-blätter werden schwarzbraun, die Pflanze wächst am Gipfel fort unter Bildung zunächst frisch grüner „Wasser“blätter, die mit zunehmendem Alter sich ebenfalls bräunen. Die Bräunung beginnt an der Blattspitze, dem ältesten Teil des Blattes.

Fig. 4. Normales Blatt in wässeriger Eisenchloridlösung. Die Gerbstoffreaktion tritt in einer bestimmten Zone an der Basis des Blatteils äußerst intensiv ein; diese Zone (*s*) hebt sich, tiefschwarz geworden, von dem übrigen grüngebliebenen Teil des Blattes und dem hellgrauen Scheidenteil ab.

Fig. 5. Junges Blatt, dem Sproßgipfel entnommen, obere Hälfte. Reaktion auf Gerbstoff mit ätherischer Eisenchloridlösung: Bräunung der Blattspitze sowie der Randzähne im oberen Teil des Blattes.

Nachtrag.

Leider habe ich die Arbeit Karl Müller's, Beiträge zur Chemie niederer Pflanzen (Dissert. Freiburg i. Br. 1905), die sich ebenfalls mit der Zusammensetzung der Zellmembran der Laubmoose beschäftigt, erst nach Drucklegung der vorliegenden Arbeit kennen gelernt und deshalb nicht mehr auf ihre Resultate eingehen können.

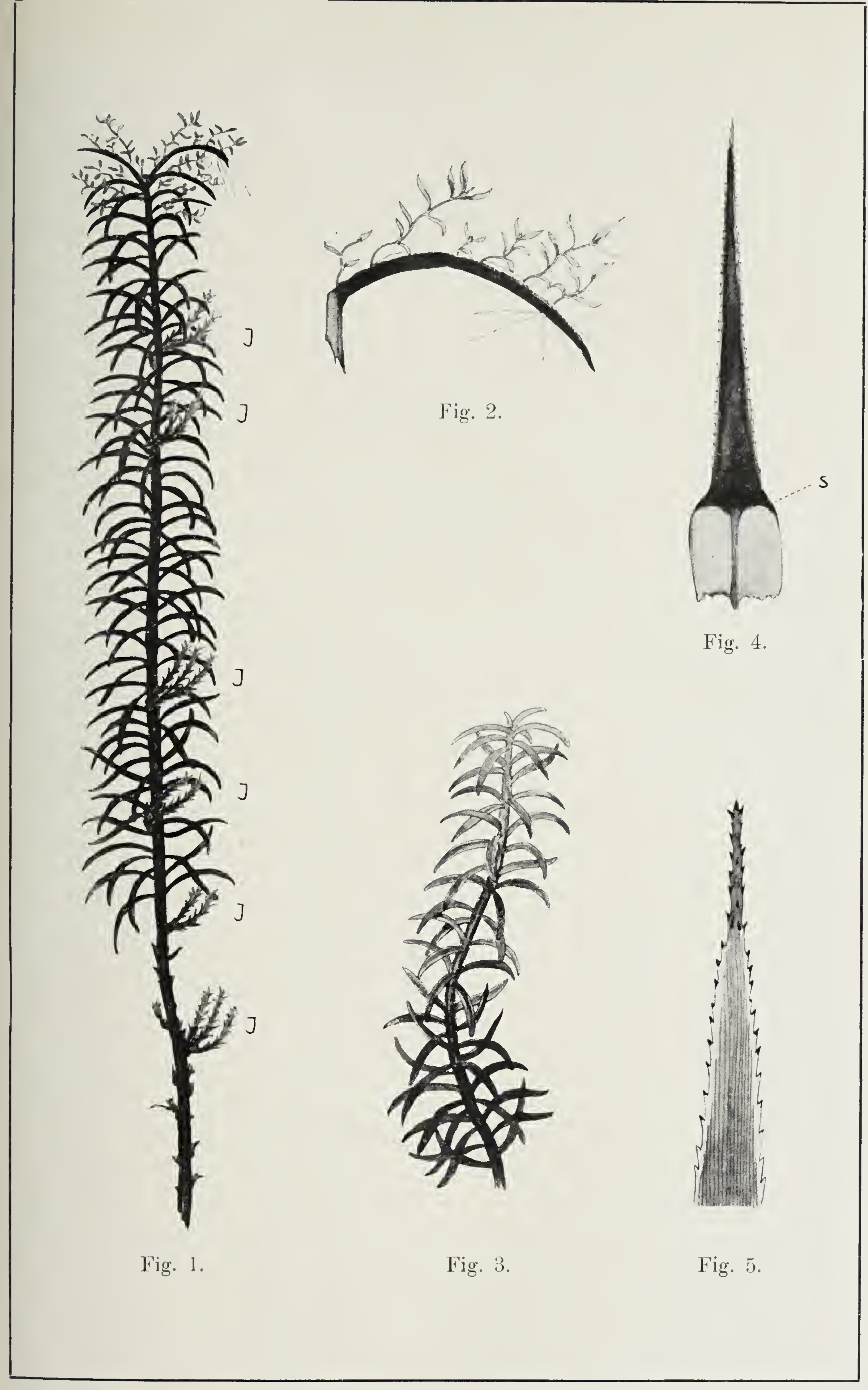


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.

Schoenau. Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die Kernteilung bei Eunotia major Rabenh.

Achter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese.

Von C. van Wisselingh (Groningen).

(Mit Tafel X).

Historisches.

Vor der Veröffentlichung der ausführlichen Untersuchungen von Lauterborn[1]) über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen war unsere Kenntnis der Kernteilung bei diesen Wesen noch sehr gering. Von einigen Untersuchern, Lüders[2]), Dippel[3]), Schaarschmidt[4]), Pfitzer[5]) und Schütt[6]), waren bei verschiedenen Spezies einige Beobachtungen gemacht. Schütt konnte unter anderem bei Chaetoceros feststellen, daß beim Anfang der Karyokinese der Nukleolus verschwand. Im allgemeinen aber haben diese Beobachtungen nur wenige Einzelheiten des Kernteilungsprozesses an den Tag gebracht, welcher Prozeß meistens als eine einfache Durchschnürung vorgestellt wurde.

Die oben erwähnten Untersuchungen von Lauterborn haben in unserer Kenntnis der Kernteilung bei den Diatomeen plötzlich einen völligen Umschwung verursacht. Lauterborn hat bei verschiedenen Geschlechtern und Arten ein sehr vollständiges Studium der Kernteilung gemacht und als Resultat seiner Untersuchungen ergab sich

1) R. Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 1896.

2) J. E. Lüders, Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen. Bot. Zeitung 1862, Jahrg. 20, Nr. 6, 7, 8 und 9.

3) L. Dippel, Beiträge zur Kenntnis der in den Soolwässern von Kreuznach lebenden Diatomeen usw. 1870.

4) J. Schaarschmidt, Beiträge zur näheren Kenntnis der Teilung von Synedra Ulna (Nitzsch) Ehrenb. Magyar növenytani Lapok 1883, Jahrg. 7, pag. 49 (Ung.). Ref. Bot. Jahresber., Bd. XI, pag. 224.

5) E. Pfitzer, Unters. über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen). Bot. Abhandl. aus dem Gebiete der Morph. und Physiol. Herausgegeben von J. Hanstein, 1891, Heft 2, pag. 37.

6) F. Schütt, Über die Diatomeengattung Chaetoceros. Bot. Zeitung 1888, Jahrg. 46, Nr. 11 u. 12.

überall das Vorhandensein einer karyokinetischen Teilung des Kerns. Die Karyokinese ist nicht weniger kompliziert als bei den höheren Pflanzen; in gewisser Hinsicht zeigt sie bedeutende Abweichungen. Lauterborn beobachtete, daß während der Karyokinese überall ein Körper auftrat, der bei diesem Prozeß eine sehr bedeutende Rolle spielte, nämlich die Zentralspindel, ein Körper, der bei höheren Pflanzen nicht vorkommt, sondern speziell bei Diatomeen gefunden wird.

Die Zentralspindel ist bei Surirella calcarata ein fein gestreifter, zylindrischer Körper mit einer Wand. Sie kommt außerhalb des Kerns zur Entwicklung und dringt in die Kernhöhle. Während der Karyokinese verschwindet der Nukleolus und die Kernmembran. Das Kerngerüst bildet einen Knäuel und daraus entstehen durch Segmentation die Chromosomen. Diese bilden in der Mitte um die Zentralspindel einen Ring. Aus diesem Ring entstehen durch Teilung zwei Ringe, die längs der Zentralspindel auseinanderweichen. Jeder dieser Ringe besteht aus den halbierten Chromosomen. Aus den beiden Ringen entstehen die Tochterkerne. Lauterborn erwähnt noch eine Anzahl Einzelheiten über die Teilung der Chromatophoren, über die Rolle, welche das Centrosom bei der Karyokinese spielt, über das Verschwinden der Kernmembran, über die Chromosomen, über die Zentralspindel, über Strahlungen im Cytoplasma, über die Querwandbildung und über die Entwicklung der Tochterkerne.

Andere Spezies, Nitzschia sigmoidea, Pleurosigma attenuatum, Pinnularia oblonga und Pinnularia viridis stimmen, was die Kernteilung anbetrifft, im wesentlichen mit Surirella calcarata überein. Bei Nitzschia kommen mehrere Nukleolen vor. Bei den drei erstgenannten Spezies ziehen die Chromosomen sich nicht so zusammen wie bei Surirella und bilden keinen Ring. Bei Pinnularia viridis dagegen wohl. Bei Nitzschia, Pleurosigma und Pinnularia oblonga ist die Zentralspindel von einem tonnenförmigen Spindel umgeben, um welche die Chromosomen sich ordnen.

Bei Nitzschia fand Lauterborn 16 Chromosomen und bei Surirella noch mehr. Die Chromosomen sind bei den verschiedenen Spezies, wie die Abbildungen von Lauterborn zeigen, lang und gut entwickelt.

Kurz nach Lauterborn hat Klebahn[1]) über die Kernteilung von Rhopalodia gibba eine Mitteilung gemacht. Er beobachtete oft

1) H. Klebahn, Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung, I. Rhopalodia gibba (Ehrenb.) O. Müller, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. XXIX, pag. 595.

sich teilende Zellen, aber sehr selten Kernteilungen. Nur einmal fand er ein deutliches Kernteilungsstadium, das dem Dyasterstadium entsprach, zwei Tochterkerne durch einen Strang, den Rest der Zentralspindel, verbunden. Jeder Tochterkern hatte fünf oder sechs Chromosomen, die kornförmig und in einen Kranz gestellt waren. Bei der Untersuchung über die Bildung der Auxosporen fand Klebahn auch noch ein paar Teilungsstadien mit ähnlichen, sehr kurzen Chromosomen.

Einige Jahre nach dem Erscheinen der Arbeit von Lauterborn hat Karsten[1]) in Einzelheiten die Kernteilung von Surirella saxonica beschrieben. Im allgemeinen stimmen seine Resultate mit denen von Lauterborn überein, in gewisser Hinsicht weichen sie aber ab. Die Chromosomen fand Karsten ganz anders als Lauterborn. Sie sind kurz, nicht genau stabförmig, aber ungleichmäßig. Die Zahl konnte nicht bestimmt werden. Karsten meint im Gegensatz zu Lauterborn, daß die Zentralspindel hohl ist.

Über die Untersuchungen von Lauterborn bemerke ich, daß dieser Untersucher, was die Zusammensetzung des Kerngerüstes anbetrifft, sich auf den Standpunkt Strasburger's stellt. Er nimmt an, daß es aus Linin und Chromatin besteht. Im Durchschnitt scheint es netzförmig. In den Knoten befinden sich die Chromatinkörner; das Übrige besteht aus Linin. Obgleich das Kerngerüst netzförmig zu sein scheint, glaubt Lauterborn, daß es in der Wirklichkeit ein Wabenwerk ist. Schon im Jahre 1899 habe ich[2]) anläßlich meiner Untersuchungen bei Fritillaria und Leucojum nachgewiesen, daß die Unterscheidung von Chromatinkörnern und Lininfäden im Kerngerüst nicht durch hinreichende Gründe gestützt war. Von Grégoire und Wygaerts[3]) ist das später bei Trillium bestätigt worden. Der von diesen Untersuchern eingenommene Standpunkt wird noch immer von Grégoire[4]) aufrecht erhalten, während ich selbst auch keinen Grund habe meine Meinung zu ändern.

---

1) G. Karsten, Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeïs, Surirella und Cymatopleura. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 253.

2) C. van Wisselingh, Über das Kerngerüst. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Zeitung 1899, Jahrg. 57, Abt. 1, pag. 155.

3) Victor Grégoire et A. Wygaerts, La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. Extrait de la Revue „La Cellule“ 1903, Tome XXI, 1er fasc., pag. 14.

4) Victor Grégoire, Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité Mendélienne. Extrait des Annales de la soc. royale Zoolog. et Malacolog. de Belgique 1907, Tome XLII, pag. 54 (320).

Material.

Im Oktober 1903 fand ich in einem Graben bei Steenwyk eine Eunotia-Spezies. Bei näherer Untersuchung und nachdem ich Kenntnis genommen hatte von den Beschreibungen und Abbildungen der verschiedenen Spezies des Genus Eunotia[1]), nahm ich an, daß die gefundene Art Eunotia major Rabenh. war. An den Enden waren die zu Bändern vereinigten Exemplare verdickt, wie solches nach Dippel auch bei Eunotia major der Fall ist. In der Mitte waren sie auch verdickt, nämlich an der Bauchseite und bisweilen an der Rückenseite. Derartige Verdickungen kommen auch bei Varietäten von Eunotia pectinalis Rabenh. vor, aber diese Art ist an den Enden verdünnt.

In dem gesunden, aber nicht reichlichen Material beobachtete ich zahlreiche Kernteilungsstadien. Da die Kernteilung von Eunotia noch nicht beschrieben war, entschloß ich mich die Gelegenheit zu benutzen dieselbe zu studieren.

Methode.

Die Untersuchung fand erst an dem lebenden Objekt statt und darauf an dem mit Flemming'schem Gemisch fixiertem Material. Um die Kernteilungsfiguren genau studieren zu können, behandelte ich das fixierte Material mit 20 %iger Chromsäurelösung. Verschiedene Inhaltsbestandteile lösen sich hintereinander darin auf und, wenn die Zellen kein fettes Öl enthalten, bleibt zuletzt nur das Kerngerüst, oder was aus demselben hervorgegangen ist, in dem Kieselskelett der Zellwand zurück. Die Präparate kann man mit Wasser auswaschen und färben, z. B. mit Brillantblau extra grünlich. Über die angewandte Methode will ich mich nicht verbreiten. Die Vorteile, die sie gewährt und worauf man bei ihrer Anwendung besonders achten muß, habe ich schon früher erwähnt[2]).

Ruhender Kern.

Wie andere Diatomeen hat auch Eunotia major einen Kern. Derselbe befindet sich in der Mitte der Zelle. Er ist von Cytoplasma

1) L. Dippel, Diatomeen der Rhein-Mainebene, 1905, pag. 125. — Van Heurck, Traité des Diatomées, pag. 298.

2) Über den Nukleolus von Spirogyra (Bot. Zeitung 1898, Jahrg. 56, Abt. I, pag. 199). — Über das Kerngerüst (Bot. Zeitung 1899, Jahrg. 57, Abt. I, pag. 155). — Über die Karyokinese bei Oedogonium (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1908, Bd. XXIII, Abt. I, pag. 138 ff.). — Über die Kernstruktur und Kernteilung bei Closterium (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1912, Bd. XXVII, Abt. I, pag. 414).

umgeben, das in verschiedener Richtung Stränge aussendet. Der Kern (Fig. 1 und 2) zeigt von der Gürtelseite gesehen eine ovale, von der Seite gesehen eine runde Gestalt. Er hat eine Membran und zeigt demzufolge eine scharfe Kontur. Das Kerngerüst besteht aus durch feine Plasmafäden miteinander verbundenen Körnern. In der Mitte des Kernes befindet sich der Nukleolus. Dieser löst sich in Chromsäure schneller auf als das Kerngerüst. Besondere fadenförmige Organe, wie man sie bei Spirogyra im Nukleolus findet, habe ich bei Eunotia mit Hilfe von Chromsäure nicht in demselben unterscheiden oder aus demselben absondern können. Der Nukleolus stimmt mit dem höherer Pflanzen überein.

Karyokinese.

Die Zellen, in welchen bald Karyokinese auftritt, sind breiter als andere und enthalten vier lappenförmige Chromatophoren. Wenn man derartige Zellen von der Gürtelseite betrachtet, beobachtet man den Kern inmitten der vier großen Chromatophoren, von denen zwei in der Epitheca und zwei in der Hypotheca liegen. Wenn eine Zelle sich geteilt hat, befinden sich in jeder Tochterzelle zwei Chromatophoren. Diese ändern ihre Form und ihre Stellung. Sie verdoppeln ihre Länge und stellen sich in der Epitheca und Hypotheca einander gegenüber. Darauf bekommen sie in der Mitte eine Einschnürung, welche stärker wird und schließlich hat jedes Chromatophor sich entzwei geteilt. Dieser Prozeß, die Teilung der Chromatophoren, geht also der Kern- und Zellteilung vorher.

Die ersten Erscheinungen der Karyokinese zeigen Übereinstimmung mit denen anderer Pflanzen; das Kerngerüst bekommt allmählich ein grobkörniges Ansehen; an vielen Stellen zieht es sich zusammen und bildet Klümpchen (Fig. 3), die sich später zu größeren Massen vereinigen, welche mehr oder weniger Ähnlichkeit mit kurzen Fäden zeigen. Die Zahl dieser dickeren Teile des Kerngerüstes habe ich nicht bestimmen können. Dieselben bleiben durch feine Fädchen miteinander verbunden. Die dickeren Teile sind Chromosomen gleich zu stellen. Gut entwickelte Chromosomen in Gestalt gleichmäßig dicker Fäden, wie solche allgemein im Pflanzenreich vorliegen, kommen bei Eunotia nicht vor. Die Kernwand verschwindet und infolgedessen verliert der Kern seine scharfe Kontur; der Kern und die Plasmamasse, in welcher er sich befindet, kann man dann nicht mehr voneinander unterscheiden. Auch verschwindet der Nukleolus.

Soweit liefert die Karyokinese bei Eunotia nichts Besonderes, aber der weitere Verlauf des Prozesses ist ganz anders als bei höheren Pflanzen. Mitten in der Plasmamasse, in welcher der Kern sich befindet, kann man bald ein Organ unterscheiden, daß bis jetzt nur bei Diatomeen wahrgenommen wurde. Dieses Organ hat man Zentralspindel genannt. Es ist ein Plasmastrang, dessen Enden nach den beiden Schalen gerichtet sind. Anfangs bildet die Zentralspindel ein kurzes Stäbchen, das ich in der Mitte der Plasmamasse beobachten konnte. Bei späteren Entwicklungsstadien streckt sie sich durch die ganze Plasmamasse aus (Fig. 4). An den beiden Enden konnte ich ein paar knospenförmige Verdickungen unterscheiden (Fig. 5: Zentralspindel mit Kernplatte, mittels Chromsäurelösung isoliert). Eine faserige Struktur habe ich bei der Zentralspindel nicht wahrgenommen. Ihren Ursprung habe ich nicht studieren können. Es gelang mir nicht festzustellen, ob sie vor der Karyokinese schon anwesend war und von außen her in den Kern drang, wie Lauterborn und Karsten bei Diatomeen gefunden haben. Die Quantität des Materials, über welches ich verfügte, reichte nicht aus zur Lösung dieser Fragen.

Um die Zentralspindel zieht das Kerngerüst sich zusammen. Auf diese Weise entsteht die Kernplatte, welche bei Eunotia ringförmig ist (Fig. 6: Kernplatte, mittels Chromsäurelösung isoliert, noch in horizontaler Stellung. Fig. 7: Kernplatte umgefallen). Der Ring teilt sich in zwei dünnere Ringe oder Kernplattenhälften (Fig. 8: Sich teilende Kernplatte. Fig. 9: Dieselbe umgefallen), die, während sie auseinanderweichen, über die Zentralspindel hinschieben (Fig. 10. Fig. 11: Kernplattenhälften mit der Zentralspindel, mit Hilfe von Chromsäurelösung isoliert. Fig. 12: Kernplattenhälften nach Auflösung der Zentralspindel, die eine noch in horizontaler Stellung, die andere umgefallen).

Ich habe nicht, wie Lauterborn bei Surirella calcarata, konstatieren können, daß die Zentralspindel, während die Kernplattenhälften auseinandergehen, sich bedeutend verlängert (Fig. 10 und 13). Vor der Teilung der Kernplatte (Fig. 4 und 5) fand ich für die Länge der Kernspindel 9 μ und, nachdem die Kernplattenhälften $5^1/_2$ μ oder mehr auseinander gewichen waren (Fig. 10, 11 und 13), 11 μ. Während und nach der Teilung der Kernplatte scheint die Zentralspindel sich also nur wenig zu verlängern. Die Kernplattenhälften weichen so sehr auseinander, daß sie sich schließlich an den Enden der Zentralspindel befinden. Gleichzeitig hiermit teilt sich die Plasmamasse, in welcher die Kernplattenhälften liegen, entzwei. Sowohl die ganze Plasmamasse als die beiden Teile schicken in ver-

schiedene Richtung in die Zelle Plasmastränge aus und anfangs sind auch die beiden Teile durch Plasmastränge miteinander verbunden. Die ganze Figur (Fig. 10) ist einer gewöhnlichen Kernspindel ähnlich; Spindelfasern habe ich jedoch nimmer unterscheiden können.

Die primäre Scheidewand ist indessen zur Entwicklung gekommen; sie breitet sich allmählich aus und naht der Kernfigur. Die Plasmaverbindungen zwischen den Kernplattenhälften weichen nach der Zentralspindel zurück (Fig. 13). Darauf wird diese durch die Scheidewand entzwei geteilt und schließlich verschwindet sie. Die Tochterkerne geraten jetzt in der Nähe von der Scheidewand; darauf weichen sie wieder auseinander und kommen in die Nähe der Epitheca und Hypotheca. Zuletzt erhalten sie eine Stelle in der Mitte der Tochterzellen.

Bei der Entwicklung der ringförmigen Kernplattenhälften zu Tochterkernen ereignen sich dieselben Erscheinungen, wie bei der Bildung der Kernplatte aus dem ruhenden Kern, aber in umgekehrter Reihenfolge. Die Ringe zerteilen sich in Klümpchen (Fig. 14) oder kurze, fadenförmige Stücke, die durch Plasmafädchen verbunden sind. Die Zerteilung geht so weit, daß das Kerngerüst wieder dem eines ruhenden Kernes ähnlich ist. Die Kerne bekommen wieder eine scharfe Kontur, was gewiß mit der Bildung der Kernwand zusammenhängt. Auch erhalten sie wieder Nukleolen. Bei vollwüchsigen Kernen fand ich einen Nukleolus, bei unerwachsenen oft zwei. Wahrscheinlich fließen auch bei Eunotia die Nukleolen, welche in den Tochterkernen entstehen, zu einem Nukleolus zusammen.

Die oben erwähnte primäre Scheidewand ist eine in verdünnter Chromsäurelösung leicht lösliche Lamelle. Die Kieselsäure enthaltenden Schalen kommen später zur Entwicklung.

Das Charakteristischste der Kernteilung der Diatomeen ist die Erscheinung der Zentralspindel. Es kommt mir vor, daß die physiologische Bedeutung dieses Körpers mehr oder weniger dieselbe ist, wie in anderen Fällen die der Kernspindel. Bei Spirogyra fand ich [1]) auf Grund physiologischer Versuche, daß die Kernspindel das Auseinanderweichen der Tochterkerne regelt und befördert. Bei Spirogyra wird die Kernspindel während des Auseinanderweichens der Tochterkerne weiter und länger. Bei Eunotia dagegen verlängert sich die Zentralspindel während des Auseinanderweichens der Kernplattenhälften nur wenig. Darum halte ich es für wahrschein-

1) Zur Physiologie der Spirogyrazelle (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1908, Bd. XXIV, Abt. I, pag. 147).

lich, daß bei Eunotia die Zentralspindel nicht zunächst zur Beförderung des Auseinanderweichens der Kernplattenhälften dient, sondern zumal zur Regulierung dieses Prozesses, nämlich zur Bestimmung des Weges, den die Kernplattenhälften zurücklegen müssen. Wie bei Spirogyra müssen physiologische Experimente angestellt werden, um dieses zu beweisen.

Ein Zentrosom habe ich bei Eunotia nicht gefunden. Ein derartiges Organ ist bei einigen Diatomeen entdeckt worden; nämlich von Lauterborn[1]) bei Surirella und Pinnularia und von Karsten[2]) bei Surirella; bei anderen Diatomeen ist von Lauterborn vergeblich nach demselben gesucht worden.

Wie schon oben erwähnt, wurde das Material, das ich für die Untersuchung der Kerne von Eunotia benutzte, mit dem Flemming'schen Gemisch fixiert und nach genügender Härtung mit einer 20%igen Chromsäurelösung behandelt. Während dieser Behandlung verhielt das Kerngerüst und was aus demselben zur Entwicklung kommt sich wieder auf dieselbe Weise, wie bei anderen Pflanzen. Es leistete länger Widerstand als das andere Plasma. Nach Auflösung des Cytoplasmas, der Kernwand und des Nukleolus lag das Kerngerüst schließlich ganz frei in der leeren Zelle. Untersuchte ich Zellen mit einer Kernplatte oder mit Kernplattenhälften, so leisteten diese wieder länger Widerstand als der übrige Zellinhalt; sie fielen dabei um und ich konnte dann deutlich einen oder zwei Ringe in den Zellen wahrnehmen (Fig. 6, 7 und 12).

Bei mehr fortgeschrittenen Teilungsstadien kann man bei den umgefallenen Kernplattenhälften wahrnehmen, daß die Ringe sich in einige (ungefähr sechs) Klümpchen geteilt haben, die durch dünnere Teile miteinander verbunden sind (Fig. 14). Klebahn[3]) hat ähnliche Entwicklungsstadien untersucht und sich sehr viel Mühe gegeben die Tochterkerne auf mechanischem Wege in horizontale Stellung zu bringen, um sie auch in dieser Stellung untersuchen zu können, was ihm aber nur einmal gelang. Mit der Chromsäuremethode wird dasselbe ohne Mühe erreicht, was ein bedeutender Vorteil dieser Methode ist.

Die Widerstandsfähigkeit der Zentralspindel Chromsäure gegenüber ist größer als die des Cytoplasmas (Fig. 5 und 11), aber weniger als die der Kernplatte oder der Kernplattenhälften. Die beiden Kernplattenhälften bleiben also in der Chromsäurelösung noch während

---

1) l. c. pag. 54.
2) l. c. pag. 253.
3) l. c. pag. 615.

einiger Zeit durch die Zentralspindel miteinander verbunden, wenn das umgebende Plasma schon aufgelöst ist (Fig. 11). Wenn man die Chromsäure wegwäscht und die Präparate mit Brillantblau extra grünlich färbt, erhält man sehr lehrreiche Präparate. Von der Wand ist nur das Kieselgerüst übriggeblieben und von dem Inhalt das Kerngerüst, die Kernplatte oder die Kernplattenhälften mit oder ohne Zentralspindel, was von der mehr oder weniger starken Einwirkung der Chromsäure abhängt. Während das Kieselskelett durchaus nicht gefärbt wird, werden das Kerngerüst und die ringförmige Kernplatte und Kernplattenhälften schön blau gefärbt.

Resultate.

Bei Eunotia major teilt der Kern sich auf karyokinetischem oder mitotischem Wege, gleichwie bei anderen Diatomeen, wo es von Lauterborn und Karsten festgestellt ist. Bei Eunotia major erscheint auch eine Zentralspindel, ein Körper, der offenbar bei der Karyokinese eine bedeutende Rolle spielt und charakteristisch ist für die Kernteilung der Diatomeen, wie obengenannte Untersucher auch schon nachgewiesen haben. Gut entwickelte Chromosomen kommen bei Eunotia major nicht vor. Das Kerngerüst bildet kleine, kurze Körperchen unbestimmter Form, welche sich um die Zentralspindel zusammenziehen und die ringförmige Kernplatte bilden, die sich in zwei ringförmige Kernplattenhälften teilt, die längs der Zentralspindel auseinanderweichen und sich zu den Tochterkernen entwickeln.

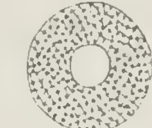
Was die Chromosomen betrifft, bemerke ich, daß meine Resultate mit denen von Klebahn und Karsten übereinstimmen, aber nicht mit denen von Lauterborn. Lauterborn fand bei Surirella calcarata und anderen Diatomeen sowohl im Mutterkern als in den Tochterkernen lange, gut entwickelte Chromosomen, deren Zahl er bestimmen konnte (16 und mehr). Klebahn hat bei Rhopalodia gibba und Karsten bei Surirella saxonica derartige Chromosomen nicht wahrnehmen können, sondern ebenso wie ich bei Eunotia major, nur einige kurze, dicke Körperchen, deren Form verschieden und nicht genau anzudeuten und deren Zahl nicht zu bestimmen war. Hierbei muß man berücksichtigen, daß die verschiedenen Resultate bei verschiedenen Spezies erhalten sind.

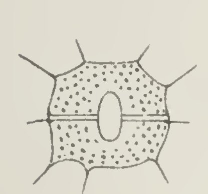
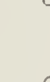
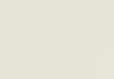
Groningen, Oktober 1912.

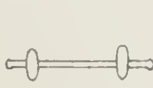
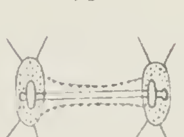
Figurenerklärung zu Tafel X.

Fig. 1. Ruhender Kern.
Fig. 2. Ruhender Kern, während der Chromsäureeinwirkung umgefallen, Kernwand aufgelöst.
Fig. 3. Anfang der Karyokinese, das Kerngerüst fängt an sich zusammenzuziehen, umgefallener Kern, Kernwand aufgelöst.
Fig. 4. Plasmamasse mit der Zentralspindel und der ringförmigen Kernplatte.
Fig. 5. Kernplatte mit Zentralspindel, mittels Chromsäurelösung isoliert.
Fig. 6. Kernplatte, mittels Chromsäurelösung isoliert.
Fig. 7. Umgefallene Kernplatte.
Fig. 8. Sich teilende Kernplatte, mittels Chromsäure isoliert.
Fig. 9. Umgefallene sich teilende Kernplatte.
Fig. 10. Kernteilungsfigur mit der Zentralspindel und den beiden ringförmigen Kernplattenhälften.
Fig. 11. Zentralspindel mit den beiden Kernplattenhälften, mittels Chromsäure isoliert.
Fig. 12. Die Kernplattenhälften, mittels Chromsäure isoliert, die eine noch in horizontaler Stellung, die andere umgefallen.
Fig. 13. Die Kernplattenhälften in der Nähe von den Enden der Zentralspindel.
Fig. 14. Die Kernplattenhälften fangen an sich zu Tochterkernen zu entwickeln; die umgefallenen Ringe sind aus einigen zusammenhängenden Massen zusammengesetzt.






C van Wisselingh gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. P. Weise, Lith., Jena.



Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen.

Von **Werner Magnus** unter Mithilfe von **Elisabeth Werner**.

(Mit Tafel XI—XIV und 41 Abbildungen im Text.)

Die auffallenden vegetativen Organe der in tropischen Strom-
ıellen lebenden Podostemaceen haben besonders in den klassischen
ersuchungen Warming's wiederholte und gründliche Bearbeitung
norphologischer und anatomischer Richtung gefunden. Ihre Biologie
. zumal die Keimungsgeschichte der Samen wurde dann von Goebel
l Willis klargelegt. Willis konnte sie auf Ceylon, in unmittelbarer
ıe seines Laboratoriums, im Royal Botanical Garden in Peradeniya
Hakinda in den Stromschnellen des Mahaweli Ganga an meist
ht zugänglicher Stelle im Leben studieren. Dort finden sich sechs
en, die fünf Gattungen angehören, in üppigster Entwicklung (Lawia
lanica Tul., Podostemon subulatus Gardn., Dicraea stylosa Wight.,
elongata Tul., Hydrobrium olivaceum (Gardn.) Tul., Farmeria metz-
ioides (Trimen) Willis). — Hier kamen sie im Dezember 1908 bei
inem Aufenthalt in Peradeniya beim Sinken des Flusses im Anfang
trockenen Jahreszeit in Blüte. Dr. Willis machte mich in liebens-
rdigster Weise darauf aufmerksam und zeigte mir die besten Stand-
e der einzelnen Arten.

Da die Embryologie der Podostemaceen aus Cario's und War-
ng's Darstellungen nur lückenhaft bekannt war, sich aber annehmen
ß, daß Pflanzen, die so wesentlich in ihrem vegetativen Aufbau von
normalen Gestaltung abweichen, auch in ihrer generativen Sphäre
eressante Abweichungen zeigen würden[1]), entschloß ich mich, ihre
iten für eine embryologische Untersuchung zu konservieren.

---

1) Dies ließ sich auch aus einem Vortrag von Wettstein in der Gesell-
ıft deutscher Naturforscher und Ärzte, Abteilung Botanik in Stuttgart 1906 über
Entwicklung der Samenanlagen und Befruchtung der Podostemaceen (ref.
urw. Rundschau 1906, XXI, pag. 615) folgern. Die Arbeit ist bisher nicht ver-
entlicht worden, doch befindet sich die Originalabbildung einer Samenanlage von
inagia Warmingiana in dem Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., 1911.

Nach kursorischer mikroskopischer Untersuchung im Fremdenlaboratorium in Peradeniya wurden die mir geeignet erscheinenden Entwicklungsstadien herauspräpariert und in Flemming'scher Lösung fixiert. Sie wurden nach 24 Stunden ausgewaschen und sukzessive in 70 %igen Alkohol überführt, in dem sie aufbewahrt blieben. Anderes Material wurde in größeren Stücken in absolutem Alkohol konserviert. Das Sammeln und Präpieren geschah unter Mithilfe meiner Frau an drei Tagen: 12., 14. und 17. Dezember 1908. So konnte ich hoffen, die wesentlichsten Entwicklungsstadien gefunden zu haben.

Ehe noch nach meiner Rückkehr mit einer Bearbeitung des Materials begonnen werden konnte, bekam ich Kenntnis von der vorläufigen Mitteilung von Went I über die Embryologie der Podostemaceen, die über eine ganze Reihe von Besonderheiten in der Entwicklung der Samenanlagen berichten konnte. Da der Verfasser eine ausführliche Mitteilung versprach, wurde die Untersuchung meines Materials anfänglich mehr zur eigenen Orientierung vorgenommen. Die Resultate deckten sich in mancher Hinsicht mit der inzwischen erschienenen Arbeit Went's II, die eine ausführliche Bestätigung und Erweiterung der Resultate der vorläufigen Mitteilung bringt. Dennoch glaubten wir, auch so genügend Grund zu haben, unsere Untersuchungen fortzusetzen. Es ist dabei für uns maßgebend gewesen, daß Went für seine Untersuchungen nur in Alkohol konservierte Pflanzen verwenden konnte, während uns sorgfältig fixiertes Material zur Verfügung stand, das allein eine einwandsfreie Lösung mancher unsicherer und unklarer Punkte gestattet. Weiter sind aber die von Went untersuchten Formen der westindischen Podostemaceen ziemlich eng miteinander verwandt und repräsentieren eine bestimmte Gruppe der Familie, die Unterfamilie der Lacideae (Warming). Von den von uns untersuchten ostindischen Formen gehört hingegen eine, Lawia zeylanica, einer ziemlich isoliert stehenden Gruppe der Chlamydatae (Tristicheae [Warming]) an, die wegen ihres ursprünglicheren Blütenbaues mit Blütenhülle als Ausgangspunkt der weiteren Entwicklung der Podostemaceen angesehen wird, während die anderen derjenigen Gruppe angehören (Eupodostemeae [Warming]), welche wohl die extremste Ausbildung in dieser Entwicklungsreihe darstellen. Unter ihnen befindet sich dann noch eine Form, Farmeria metzgerioides, die durch Ausbildung von nur zwei Samenanlagen sich wesentlich von den übrigen Podostemaceen mit zahlreichen Samenanlagen unterscheidet. Dazu kommt, daß, wie bekannt, die ostindischen Formen der Podostemaceen in ihrem vegetativen Aufbau besonders weit reduziert sind. — Die Untersuchung dieser

Pflanzen muß also zusammen mit den von Went untersuchten darüber Aufschluß geben können, ob die Embryonalentwicklung in der ganzen Familie einheitlich oder auch in ihr etwa Entwicklungsreihen in der einen oder anderen Hinsicht vorliegen. Da auch die Mikrosporenbildung bei den einzelnen Angehörigen der Familie nach Warming erhebliche Unterschiede aufweist, erscheint dies von vornherein sehr wohl möglich. — Auf Grund der gefundenen Tatsachen war dann auch die Möglichkeit gegeben, theoretische Erwägungen über die ökologische und phylogenetische Bedeutung des von den normalen Dikotylen abweichenden Verhalten anzustellen, die auch für das Verständnis des normalen Embryosackes der Dikotylen nicht bedeutungslos sein dürften.

Spezieller Teil.

I. Tristicheae.

1. Lawia zeylanica Tul.

Den Angaben von Willis entsprechend wurde diese Pflanze am Rande sehr schnell fließender Wasseradern aufgefunden. Hier bedeckt sie als einzige Art oder öfters auch mit Hydrobrium olivaceum untermischt mit ihrem flechtenartigen, dem Substrat fest anliegenden Thallom glatte Felsen. Während einige geöffnete Blüten schon beim ersten Sammeln gefunden wurden, waren erst beim letzten Male größere Flächen der Pflanze durch das weitere Sinken des Wassers der Luft ausgesetzt und in voller Blüte. Am noch von Wasser bespritzten Uferrande oder noch ganz unter Wasser fanden sich die jüngeren Entwicklungsstadien. Reife Früchte wurden dementsprechend von dieser Spezies nicht aufgefunden, obgleich nach Willis schon eine Woche nach dem Aufblühen die Samen völlig gereift sind.

Die Blüten der Gattung Lawia, ebenso die von Tristicha, mit der es die Untergruppe der Tristicheen bildet, besitzen einen radial symmetrischen Blütenbau ohne Andeutung von Zygomorphie. Sie sind klein und unansehnlich. Einem verwachsenblättrigen dreigespaltenen häutigen Perianth folgen drei, mit den Kelchzipfeln alternierende, introrse Staubblätter mit dem wieder die Karpelle des dreifächerigen Fruchtknoten abwechseln. Seiner dicken zentralen Plazenta, die jedoch nur die Mitte des Faches einnimmt, sitzen zahlreiche kleine anatrope Samenanlagen auf. Der Fruchtknoten trägt drei kurze papillöse Narbenlappen. — Die jüngsten zur Untersuchung gelangten Blütenknospen saßen an der noch vom Wasser bedeckten Pflanze. Sie stehen einzeln in fast allen Vegetationspunkten der Spitze resp. des Randes der

dorsiventralen, dem Boden fest anliegenden Achse, sehr selten inmitte der Spreite und sind von einer mit kleinen Blättchen bedeckten Kupul umschlossen. Sie hatten Perianth, Staubfäden und Fruchtknoten völli entwickelt. Da nach Willis noch in den ersten Wochen des Novembe an diesem Standort noch keine Spur von Blütenanlagen vorhanden is müssen sie sich während der Zeit des Hochwasse gebildet haben. Auch die Samenanlagen ware zumeist schon ausdifferenziert und ließen nur i wenigen Blüten - jüngere Entwicklungsstadien e kennen. Der terminale jugendliche Nuzellus de schon der Plazenta zugekehrt ist, besteht au einer zentralen Zellreihe, die von einer einschicl tigen Hülle umgeben ist. Die E. M. Z.[1]) ist noc nicht deutlich zu unterscheiden. — Das äußere In tegument hat sich schon entwickelt, während di Stelle, wo das innere Integument entsteht, durch eine Zellenhervorwö bung an der Basis des Nuzellus zu erkennen ist (Fig. 1). In de jugendlichen Samenanlage ist Stärke nicht vorhanden, wenig in de sich verdickenden Plazenta, sehr reichlich in der Fruchtknotenwandun — In diesem Entwicklungsstadium sind die einzelnen Pollenkörner i der geschlossenen Anthere schon mit de Pollenmembran umgeben. Sie sind noch ei kernig und enthalten keine Stärke, die reich lich in der Antherenwandung, wie im Staub faden, enthalten ist. — Die Samenanlage ist i dem folgenden zur Beobachtung gelangte Entwicklungsstadium fast fertig entwickelt. — Ihr Bau entspricht in seinen Hauptzügen den von Warming geschilderten typischen Ba bei den Podostemaceen (Fig. 2). Ein äußere zwei- bis dreischichtiges Integument ist mit den inneren Integument nur mit wenigen Zelle an der Chalaza verwachsen. Vom Funikulu hebt es sich überhaupt nicht ab und bildet mi ihm zusammen das enge Exostom der Mikro pyle. Dieses führt direkt auf den oberen stark angeschwollenen Tei des Nuzellus, der aus dem inneren Integument weit herausragt. Da innere Integument besteht aus zwei Zellreihen. Seine Außenhaut is rings etwas verdickt und deutlich schon in diesem Stadium kutinisiert

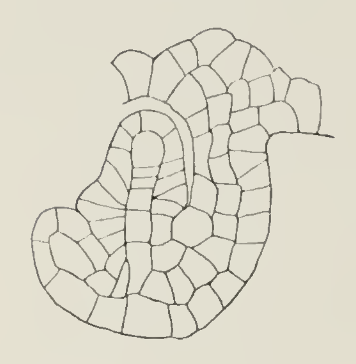


Fig. 1. Lawia. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 375.

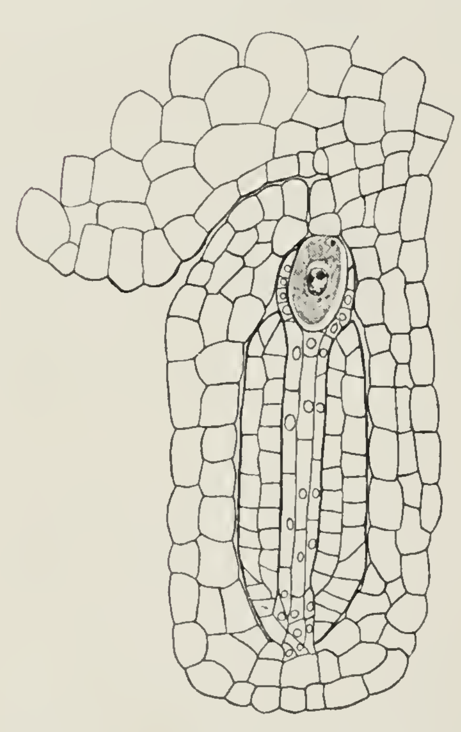


Fig. 2. Lawia. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 300.

1) E. M. Z. = Embryosackmutterzelle.

Es umschließt den sehr langgestreckten unteren Teil des Nuzellus, der aus einer Zentralreihe von etwa fünf großen und langgestreckten Zellen besteht, die von einem einschichtigen Epithel gleichartiger Zellen umgeben werden, die, wie Querschnitte zeigen, aus sechs bis sieben Zellreihen bestehen (Fig. 3). Sie besitzen große, ziemlich inhaltsarme Zellkerne, einen dünnen Protoplasmaschlauch und nur ganz vereinzelte kleinkörnige Stärkekörner. Der zentralen Zellreihe des verschmälerten unteren Teiles des Nuzellus schließt sich unmittelbar der obere zwischen Exostom und Endostom liegende verbreiterte Teil an. Er enthält eine etwas in die Länge gestreckte sehr große Zentralzelle, die die Fortsetzung des mittleren Zellstranges des verschmälerten Teiles bildet. Durch ihren Plasmareichtum und großen Zellkern gibt sie sich als E. M. Z. zu erkennen. Von der sie umgebenden einschichtigen Zellhülle sind die der Mikropyle zugekehrten Zellen auseinander gerückt und durch die wachsende E. M. Z. platt gedrückt (Taf. XI, Fig. 1). In diesem Entwicklungsstadium enthält das äußere Integument und der Funikulus sehr reichlich Stärke; das innere Integument im wesentlichen in seiner äußeren Schicht, während seine innere viel weniger Stärkekörner aufweist. Die Plazenta, ebenso wie die Fruchtknotenwandung ist mit Stärke prall gefüllt. — Die Pollenkörner in den Antheren, die ihren vegetativen und generativen Zellkern in typischer Weise gebildet haben, sind mit Stärke voll gepfropft, während sie aus dem Antherengewebe zu verschwinden beginnt. — Das erste Teilungsstadium der E. M. Z. zeigt die gewohnten Bilder einer heterotypischen Kernteilung in der Anordnung der Chromosomen (Taf. XI, Fig. 2). Es wurden mit einiger Sicherheit an verschiedenen Spindeln 10 gezählt. Dies wäre also als die haploide Zahl der Chromosomen anzusehen. — Die aus der Teilung hervorgegangenen Kerne rücken an die entgegengesetzten Enden der E. M. Z., während sich die Protoplasten fast symmetrisch voneinander trennen (Taf. XI, Fig. 3). Die untere der beiden Zellen wächst heran, während die der Mikropyle zugekehrte mehr und mehr zusammengedrückt wird. Schließlich ist sie nur noch als eine sehr deutliche Kappe sichtbar (Taf. XI, Fig. 4). Da hier noch die Reste der degenerierten Zellen der Nuzellarhülle liegen, sieht es dann aus, als lägen zwei Kappen übereinander. Es darf also aus solchen Bildern nicht etwa auf eine doppelte Zellteilung der E. M. Z. geschlossen werden. Diese Kappe, die bis zur Fertigstellung des Embryosackes unverändert bleibt, besitzt schließlich eine eigentümliche Struktur. Bei

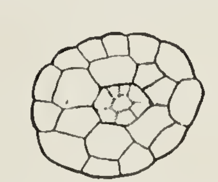


Fig. 3. Lawia. Stadium der E. M. Z., Querschnitt durch Nucellus und inneres Integument. Vergr. ca. 300.

Oberflächenansichten erscheint sie in dem gefärbten Präparat siebartig mit sich nicht färbenden Partien durchsetzt (Taf. XI, Fig. 7). Bei Längsschnitten sind diese Stellen oft als ein nach unten gezackter Rand erkennbar (Taf. XI, Fig. 5 u. 10). Gegen konzentrierte Schwefelsäure erweist sie sich sehr resistent. —

Der Nuzellus ist jetzt vollkommen stärkefrei, sonst aber unverändert. Aus der Fruchtknotenwandung beginnt die Stärke in der Richtung von innen nach außen und von oben nach unten zu verschwinden, so daß sie in der Nähe der Narbenpapillen stärkefrei ist, weiter nach unten nur noch in den äußeren Schichten Stärke enthält, während am unteren Ende noch alle Zellen bis auf die innere Epidermis des Fruchtknotens mit Stärke gefüllt sind. Diese beginnt ihre stark in der Querrichtung gedehnten Zellen zu verdicken und zu kutinisieren und so zur Kapselwand umzuwandeln.

Der Zellkern der unteren Zelle des Makrosporangiums teilt sich in zwei gleich große Kerne (Taf. XI, Fig. 5), zwischen beiden teilt sich der Protoplast nicht, doch sind die Andeutungen einer Zellplatte auf den Spindelfasern erkennbar. Während der untere Kern anfänglich unverändert bleibt, wächst der obere heran (Taf. XI, Fig. 6). Er teilt sich, indem die Teilungsebene mehr oder weniger senkrecht zur Hauptachse der Samenanlage steht (Taf. XI, Fig. 9). Hier konnten bei Querschnitten durch die Samenanlage die fast kugeligen Chromosomen mit ziemlicher Sicherheit zu 10 gezählt werden (Taf. XI, Fig. 8). Der untere Kern hat inzwischen an Größe abgenommen und sein Netzwerk sich zu stark färbbaren Körnern zusammengeballt. Zwischen ihm und den oberen Kernen des Embryosackes hat sich eine große Vakuole herausgebildet (Taf. XI, Fig. 10). Auch die beiden oberen Kerne können durch eine kleinere Vakuole auseinandergerückt werden (Taf. XI, Fig. 10). Beide Kerne teilen sich dann entweder gleichzeitig (Taf. XI, Fig. 11) oder indem die Teilung des einen vorausgeht. Jedoch steht stets die Spindel des am weitesten zur Mikropyle gelagerten Kernes senkrecht zur Hauptachse der Samenanlage, während die des anderen Kernes ihr fast genau parallel verläuft, also senkrecht zur anderen Spindel gerichtet ist. Durch diese Teilung werden drei Kerne nach dem Mikropylenende geführt, während der vierte mehr nach dem Chalazaende zugekehrt liegt. Hier liegt außerdem noch der sich stark färbende Kern, der inzwischen weiter an Volumen verloren hat. Nunmehr zerfällt das Protoplasma in vier Teilstücke (Taf. XI, Fig. 13). Die drei oberen Protoplasten liegen nebeneinander an der Mikropyle (Taf. XI, Fig. 13). Von ihnen besitzen zwei an der von der Mikropyle ab-

gewandten Seite unter dem Kern eine große Vakuole, während die dritte keine deutliche Vakuole besitzt. Der vierte Protoplast enthält zwei Zellkerne, einen größeren, der durch eine Vakuole von dem sehr kleinen sich stark färbenden unteren Kern getrennt ist. Die nach Fertigstellung des Embryosackes befruchtungsfähig gewordene Samenanlage hat inzwischen etwas an Größe zugenommen (Fig. 4). Die Zellen des inneren Integuments haben sich ziemlich stark gedehnt, stärker außen wie innen, so daß das ursprünglich gerade Integument etwas bogig verläuft. Seine ganze Außenhaut, also sowohl nach der Seite des äußeren Integuments wie nach innen zu, ist jetzt mit einer starken Kutikula bedeckt. Auch die Querwände, besonders der inneren Zellschicht, sind gegen konzentrierte Schwefelsäure sehr resistent. Ihr Protoplasma färbt sich stärker an. Der so entstandene erheblich vergrößerte Innenraum wird von den gedehnten Zellen des Nuzellus erfüllt, deren sehr dünne Wände aber noch deutlich zu erkennen sind. An sie legen sich die ganz dünnen Protoplasmaschläuche eng an. Ihr großer Saftraum enthält keine festen Inhaltsbestandteile und ihre Kerne sind sehr klein und inhaltsarm (Querschnittsbild (Fig. 5). Der Nuzellus ist so zum allergrößten Teil von der Kutikula des inneren Integuments umschlossen und steht nur durch einige schmale plasmareiche Zellen mit größeren Zellkernen an der Chalaza mit der übrigen Samenanlage in Verbindung. Auch diese Zellen sind stärkefrei, ebenso wie jetzt die ihr unmittelbar anstoßende Zellregion der Chalaza stärkefrei geworden ist. Nur die äußerste Zellschicht der Samenanlage ist auch hier mit Stärke gefüllt. Ebenso das ganze äußere und, wenn auch etwas weniger, das innere Integument und der Funikulus. Da auch die Plazenta mit Stärke angefüllt ist, fällt außer der stärkefreien Zone an der Chalaza noch eine eng umschriebene stärkefreie und plasmareiche Zellschicht auf, die sich stets neben dem Embryosack vorfindet, die ganze Ansatzstelle des Funikulus an die Plazenta einnehmend. —

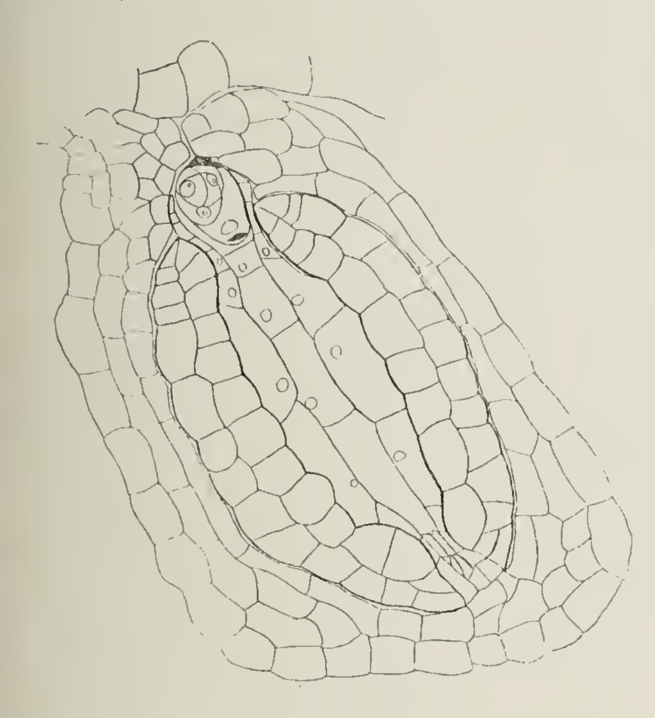


Fig. 4. Lawia. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 300.

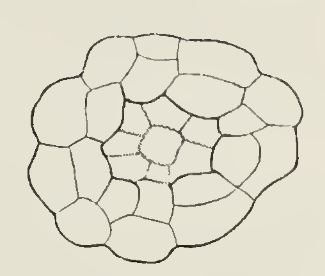
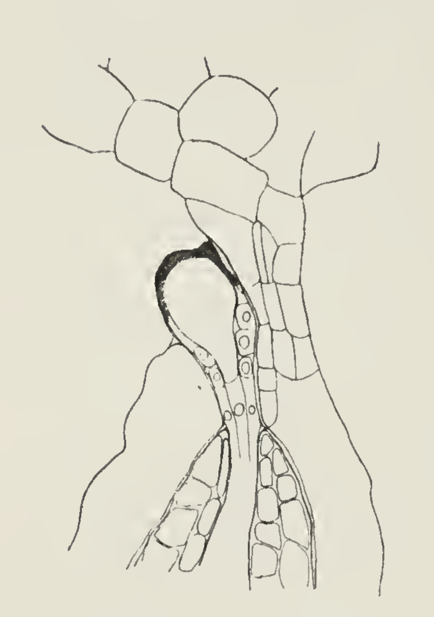


Fig. 5. Lawia. Befruchtungsfähige Samenanlage. Querschnitt. Vergr. ca. 300.

Auch die ganze Plazenta ist mit einer starken Kutikula überzogen, während sie sich auf dem Funikulus und dem äußeren Integument kaum nachweisen läßt. — Bemerkenswert erscheint eine Anomalie, die bei Lawia sehr selten auftritt, häufiger hingegen bei Farmeria. An manchen Samenanlagen, die einen längeren Funikulus besitzen, bleibt der erweiterte Teil des Nuzellus mit dem Embryosack nicht zwischen Endostom und Exostom, sondern schiebt sich weit aus der Mikropyle heraus. Dennoch sind die Zellen der äußeren Hülle in gleicher Weise degeneriert (Fig. 6). Es ist anzunehmen, daß die Erscheinung in ursächlichem Zusammenhang steht mit dem Abrücken der Mikropyle von der Plazenta, der sie sonst eng aufliegt. Ob aus einer solchen Samenanlage ein normaler Samen entstehen kann, vermag ich nicht anzugeben. — Die reifen Samenanlagen finden sich in den Blüten, die auf den der Luft ausgesetzten Pflanzen unter Streckung des Blütenstieles gerade die schützende Hülle der Spatha durchbrechen. In diesen Blüten, die vom Perianth noch eng umschlossen sind, sind in den Antheren die Pollenkörner vielfach ausgekeimt. Schon während der weiteren Blütenentwicklung innerhalb der Spatha hatten sie die anfänglich reichlich vorhandene Stärke verloren. Dann treiben sie aus zahlreichen, die Exine durchsetzenden Keimporen kurze Schläuche, die ihnen ein morgensternartiges Aussehen verleihen (Taf. XI, Fig. 20 *a* und *b*). Einer von diesen Schläuchen hat in den Antheren eine oft bis fünffache Länge des Pollenkornes erreicht und enthält meist zwei Kerne. Es handelt sich hierbei sicherlich um autogame resp. kleistogame Anpassungserscheinungen. In der Tat kommen nach Willis bei Lawia an gewissen Standorten kleistogame Fruchtentwicklungszustände vor. — Die Befruchtung der normalen empfängnisfähigen Samenanlage verläuft folgendermaßen: Der Pollenschlauch, der auf der Oberseite der Plazenta entlang wächst, dringt von hier aus durch die ihr anliegende Mikropyle ein, wächst um die den Embryosack bedeckende Kappe herum und erreicht so den Embryosack. Eine der oberen Zellen, mit der der Pollenschlauch in Berührung tritt, nimmt sofort ein homogenes Aussehen an und speichert stark Farbstoffe. Es entsteht hierdurch ein für das Befruchtungsstadium sehr charakteristischer hakenförmiger Schlauch (Taf. XI, Fig. 14). Während eine weitere Veränderung noch nicht sichtbar wird, legen


Fig. 6. Lawia. Anormale Samenanlage mit aus dem Exostom herausgewachsenen Nuzelluskopf. Vergr. ca. 300.

sich in dem unteren Protoplasten des Embryosacks die beiden Kerne aneinander und verschmelzen. Die Vorgänge in der homogen gewordenen Zelle lassen sich nicht genau feststellen. Ihr Kern scheint sich sehr bald aufzulösen, ebenso sind die Kerne des Pollenschlauches nicht sicher unterscheidbar. Sie liegen vermutlich an der Spitze des Schlauches in zwei Hervorwölbungen mit dunklerem Inhalt. Denn wenn sie verschwunden sind, ist in dem Protoplasten, der ganz mit Protoplasma erfüllten oberen Zelle ein neuer kleiner, sich anfangs stark färbender Kern sichtbar. Es ist die Eizelle, in die der männliche Kern eingedrungen ist (Taf. XI, Fig. 15). Die Vereinigung dieser Kerne konnte in zahlreichen Bildern verfolgt werden (Taf. XI, Fig. 15, 16, 17). Der männliche Kern, der etwas an Volumen zugenommen

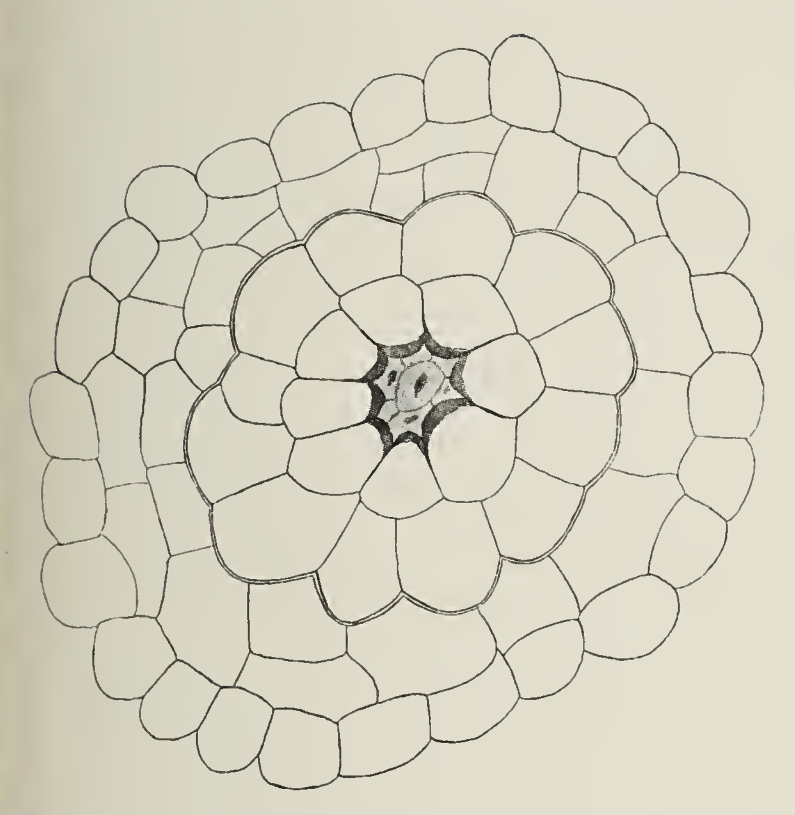


Fig. 7.

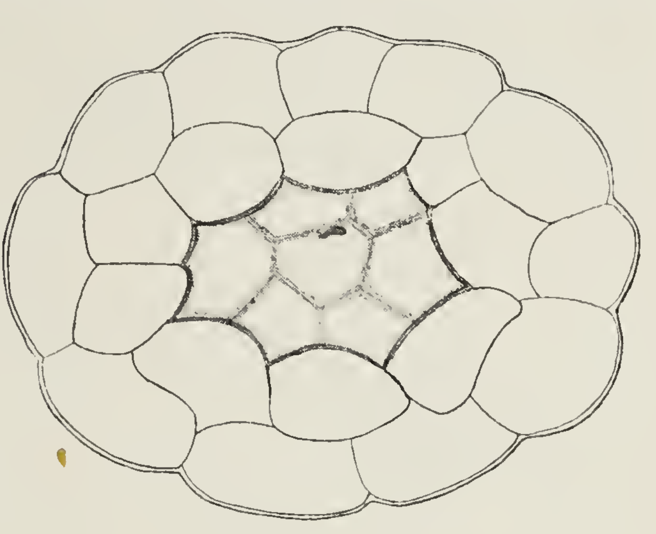


Fig. 8.

Fig. 7. Lawia. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt in der Höhe des Endostoms. Vergr. ca. 625.

Fig. 8. Lawia. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt durch Nucellus und inneres Integument. Vergr. ca. 625.

hat, plattet sich zu einer Kalotte am größeren Kern ab (Taf. XI, Fig. 17). An der breiten Berührungsfläche findet die Vereinigung statt. Auch noch nach der Abrundung des Doppelkernes läßt sich die männliche Seite noch längere Zeit an dem dichten Chromatingerüst erkennen. Zu gleicher Zeit ist aber auch in den unteren Protoplasten ein weiterer Kern eingetreten (Taf. XI, Fig. 15). Er verschmilzt mit dem vereinigten Kern, der dann seine Entstehung aus drei Teilstücken deutlich erkennen läßt. Erst jetzt degeneriert die andere obere Zelle und wird durch die schnell heranwachsende befruchtete Eizelle zusammengedrückt. — Bis zu dieser Zeit haben Veränderungen in der übrigen Samenanlage nicht stattgefunden. Nunmehr wächst das innere Integument unter dem befruchteten Embryo-

sack etwas weiter nach innen aus, indem es den dem Embryosack unmittelbar angrenzenden verschmälerten Teil des Nuzellus weiter zusammenpreßt (Taf. XI, Fig. 18), dessen Zellen dabei unter Dunkelfärbung des Zellkernes degenerieren. Gleichzeitig hat sich die die Verengung begrenzende innere Membran des Integuments stärker verdickt und weiter kutinisiert (Querschnitt Fig. 7). Die weiter nach unten gelegenen Nuzellarzellen sind womöglich noch plasmaärmer geworden, ebenso ihre Kerne noch inhaltsärmer. Ihre Wände sind, wie sich gut aus Querschnitten verfolgen läßt, äußerst dünn aber noch deutlich erhalten (Fig. 8). Die das Nuzellargewebe nach unten fortsetzenden verschmälerten Zellen haben ihre Wände stärker verdickt und kutinisiert, während gleichzeitig ihre Kerne in Degeneration begriffen sind (Fig. 9). Da, wie wir oben sahen, auch die ganze Außenwand des inneren Integuments stark kutinisiert ist, ist jetzt das ganze Gewebe der großen wasserreichen Zellen des Nuzellus nach allen Seiten von den übrigen lebenden Zellen abgeschlossen. Jetzt, während die ersten Teilungen des Embryo einsetzten, beginnen sich die dünnen Wände aufzulösen und schließlich ist der ganze Nuzellarraum erfüllt von der aus dem Zellsaft stammenden Flüssigkeit, in der keine Spur von Zellkern oder Protoplasma nachgewiesen werden kann.

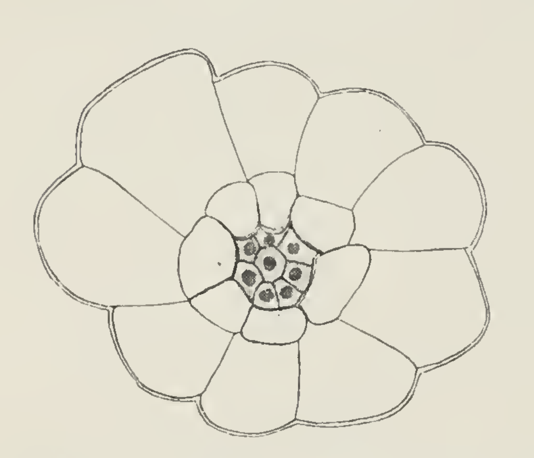


Fig. 9. Lawia. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt durch Hypostase. Vergr. ca. 625.

Die erste Teilungsebene der stark vergrößerten befruchteten Eizelle steht senkrecht zur Samenanlage (Taf. XI, Fig. 18). Im Zellkern des unteren Protoplasten des Embryosackes finden keine Teilungen statt. Vielmehr wird er durch den heranwachsenden Embryo nach der Chalazaseite des Embryo gedrängt und hier schließlich zu einer sich stark färbenden Kalotte zusammengepreßt (Taf. XI, Fig. 19). Der Kern der obersten Embryozelle teilt sich nochmals und scheidet eine schmälere Zelle nach dem Chalazaende zu ab. Sie dehnt sich stark aus und führt die untere Zelle zwischen den auseinander getriebenen Zellen in das sich auflösende Nuzellargewebe hinein (Taf. XI, Fig. 20).

II. **Eupodostemeae.**

Alle Podostemaceen der ostindischen Flora, die nicht den mehr oder weniger ursprünglichen Charakter der Tristicheae zeigen, gehören der in ihrer vegetativen Entwicklung am weitesten von dem normalen dikotylen Typus abweichenden Gruppe der Eupodostemeae an, unter

denen sie wiederum die am weitesten abweichenden Formen darstellen. Von ihnen besitzen die Gattungen Podostemon, Dicraea und Hydrobrium einen so ähnlichen Blütenbau, daß sie lange Zeit in einer Gattung vereinigt wurden, während Farmeria durch die Reduktion der Anzahl der Samenanlagen auf zwei stärker abweicht.

Die Blüte ist bis zu ihrer vollständigen Ausbildung in einer festen Hülle (Spatha) eingeschlossen. Wird durch Sinken des Wasserspiegels die Blütenknospe der Luft ausgesetzt, so wird die Spatha durch den sich streckenden Blütenstiel und die aufblühende Blüte unregelmäßig zerrissen. Die Blüte ist perianthlos, abgesehen von zwei fast haarartigen Gebilden, die zu beiden Seiten des gemeinsamen Antherenstieles stehen. Dieser befindet sich auf der dem Thallus zugekehrten Seite der Blüte inseriert und trägt auf kurzen Teilfilamenten zwei Antheren. — Der Fruchtknoten besteht aus zwei Karpellen mit dünnen Septen und dicker axiler Plazenta, der zahlreiche kleine anatrope Samenanlagen inseriert sind.

2. Podostemon subulatus Gardn.

Die durch ihre langen, im Wasser flutenden, fadenförmigen Blätter auffallenden Pflanzen wurzeln, wie Willis mit Recht hervorhebt, nur in dem ruhigeren Wasser der seitlichen Ausbuchtungen der Stromschnellen. Werden sie beim Sinken des Wasserspiegels der Luft ausgesetzt, vertrocknen die der stark verkürzten Achse aufsitzenden Blätter und die zwischen ihnen stehenden Blüten durchbrechen die Spatha und blühen auf.

Die jüngsten zur Untersuchung gelangten Blüten, die noch völlig unter Wasser liegen, haben innerhalb der Spatha schon ihre wesentliche Entwicklung erfahren. Immerhin war die Samenanlage nur als wenig differenzierter Höcker auf der anfänglich nur schwach verdickten Plazenta sichtbar und in den Theken fanden sich die verschiedenen Entwicklungsstadien des sporogenen Gewebes. Dies gab die erwünschte Gelegenheit, die Bildung der für die meisten Podostemaceen so charakteristischen zu zweien vereinigten Pollenkörner (Taf. XIII, Fig. 42) zu untersuchen.

Pollenentwicklung.

Trotz der Bemerkung Warming's, daß solche Bildungen bei Wasserpflanzen häufig sind, wurde in der Literatur kein anderer normaler Fall aufgefunden, in dem zwei Teilkörner aneinanderhaften, während von Wille einige solche Fälle als Abnormitäten geschildert sind. Stets werden sonst die zusammengesetzten Pollenkörner von

wenigstens vier Teilkörnern gebildet, die der aus der Pollenmutterzelle hervorgegangenen Tetrade entsprechen. Da nun, wie wir schon bei Lawia sahen, eine so wesentliche Abweichung resp. Reduktion von der normalen Teilung des dikotylen Embryosackes vorliegt, lag der Gedanke nahe, ob nicht auch bei der Pollenbildung aus der Pollenmutterzelle solche Reduktionen auftreten möchten und ob etwa das aus zwei Teilkörnern bestehende Pollenkorn direkt aus der Pollenmutterzelle hervorgehe. — Die dicht aneinandergedrängten Pollenmutterzellen besitzen einen großen Kern, der vielfach das für reifende Geschlechtszellen charakteristische Stadium der Chromosomenverlagerung aufweist (Taf. XIII, Fig. 37). Von einer Teilung wurde nur das Endstadium in der Bildung der Tochterkerne beobachtet (Taf. XIII, Fig. 38).

Das Plasma teilt sich in zwei Protoplasten (Taf. XIII, Fig. 39). Diese beiden Hälften der Pollenmutterzelle sind sehr häufig zu beobachten. Jeder Protoplast enthält zuerst nur einen großen, im Ruhestadium befindlichen Kern. Doch konnten in ihnen auch deutliche Kernteilungsfiguren, besonders auch typische Kernspindeln, beobachtet werden (Taf. XIII, Fig. 39).

Für die Trennung der Protoplasten und Bildung der Pollenkörner gaben Präparate von Hydrobrium sehr instruktive Bilder, die deshalb gleich an dieser Stelle beschrieben werden sollen (Taf. XIII, Fig. 40 *a* u. *b*). Auf Freihandschnitten durch in Flemming'scher Flüssigkeit fixiertem Material, die in Choralhydrat etwas aufgehellt wurden, liegen die vier aus einer Pollenmutterzelle hervorgegangenen Teilprotoplasten noch zusammen. Die aus dem letzten Teilungsschritt hervorgegangenen trennen sich nun nicht wie bei der gewohnten Pollenbildung, sondern umgeben sich mit einer gemeinsamen Membran und bilden so das zusammengesetzte Pollenkorn (Taf. XIII, Fig. 40 *a* u. *b*). Es besteht also kein Zweifel, daß auch bei der Bildung des zusammengesetzten Pollens dieser Podostemaceen normale Tetradenbildung eintritt. In der Tat ist, nachdem Strasburger auch für Asclepias die Bildung der Tetraden nachgewiesen hat, kein Fall bekannt, wo sie bei der Pollenkörnerbildung unterbleibt. — Die frei in der Anthere liegenden Pollenkörner enthalten anfänglich nur einen Kern und füllen sich reichlich mit Stärkekörnern (Taf. XIII, Fig. 41). Ihre Exine besitzt keine deutlichen Keimporen und ist mit feinen Wärzchen besetzt. Noch vor der Ausbildung des Embryosackes ist die der Pollenkörner beendet, sie haben ihre Stärke wiederum verloren und nach einer Kernteilung hat sich die generative Zelle abgesondert (Taf. XIII, Fig. 42). Bemerkenswert ist die Berührungswand beider Pollenkörner. Sie ist besetzt mit Tüpfeln, die besonders am Rand

dichtgedrängt stehen (Taf. XIII, Fig. 43). Sie dienen augenscheinlich dazu, einen Stoffaustausch zwischen den Körnern zu erleichtern. — Wie schon Warming beobachtet hat, sind beide Teilkörner fähig, Pollenschläuche zu treiben, und wurden so auch von mir auf den Narben aufgefunden und auch auf Fließpapier, das mit Flußwasser ohne Zuckerzusatz befeuchtet war, zum Auskeimen gebracht. Sehr häufig sieht man aber auch, daß nur eines, das den Narbenpapillen unmittelbar anliegende Pollenkorn, gekeimt ist. So erscheint es zweckmäßig, daß in diesem Falle das keimende Korn durch die Poren hindurch imstande ist, von dem nicht keimenden Nahrung zu beziehen.

Entwicklung der Samenanlage.

In den jungen Entwicklungsstadien der Samenanlage, die nach den undifferenzierten Plazentarhöckern zur Beobachtung gelangten, sind schon alle wesentlichen Teile deutlich erkennbar (Fig. 10; Taf. XII, Fig. 21 u. 22). Das dickere äußere Integument ist über dem Nuzellus gewölbt, ohne sich noch zum Exostom zusammenzuschließen, während das innere Integument erst am Grunde des Nuzellus hervorsprießt. Der Nuzellus besteht aus einer zentralen Zellreihe, die von einem einschichtigen Zellmantel umschlossen wird. Die oberste Zelle der Zentralreihe ist stärker vergrößert und reichlich mit Plasma angefüllt. In ihrem Kern lassen sich alle für die Sporenmutterzelle charakteristischen Veränderungen erkennen. Die Zusammenziehung des Chromatins an einer Seite der Kernwandung (Taf. XII, Fig. 21), die Ausbildung eines feinen Kernfadens, in denen vielfach zwei Windungen dicht nebeneinander liegen (Taf. XII, Fig. 22). Schließlich die Wiederausbreitung eines einheitlichen Kernfadens durch den ganzen Kern. Auch am Plasma treten nach der Mikropyle zu eigentümliche, für dieses Stadium häufiger beschriebene plasmatische Strukturen auf, die hier am besten mit Spiralen oder Locken verglichen werden können (Taf. XII, Fig. 22). Die an die E. M. Z. nach unten anschließenden Zellen der Zentralreihe des Nuzellus (Fig. 10) sind tafelförmig

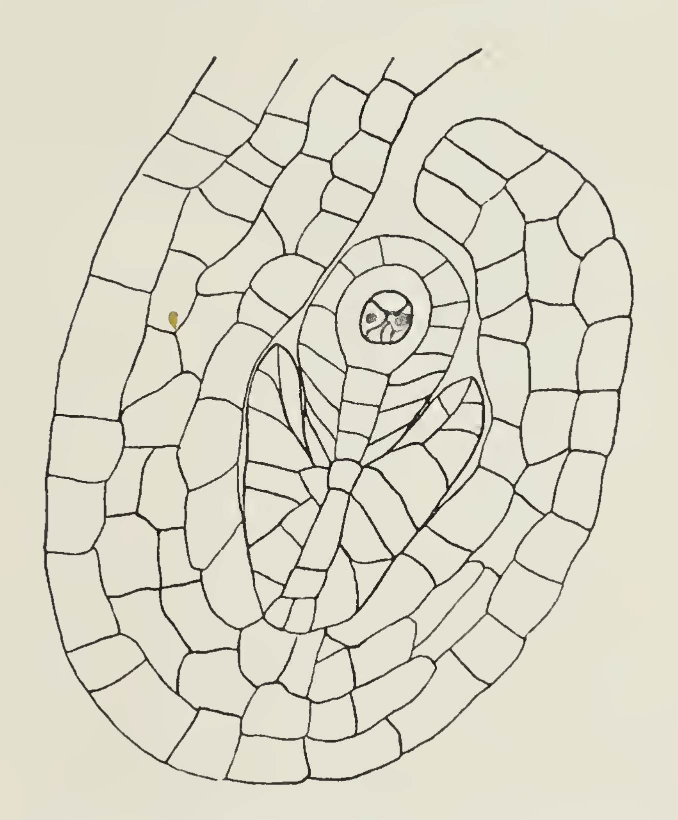


Fig. 10. Podostemon. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 500.

,

ebenso wie die sie umgebenden Zellen der äußeren Hülle. Durch Dehnung dieses Teilungsgewebes findet die erhebliche Längsstreckung des Nuzellus statt, die in der unmittelbar an der E. M. Z. anstoßenden Zellregion beginnt (Fig. 11) und sich bald weiter nach unten fortsetzt (Fig. 12). Von Lawia unterscheidet sich jetzt die Samenanlage dadurch deutlich, daß über der E. M. Z. die Nuzellarhülle nicht degeneriert, sondern sie lückenlos umschließt und so bis zur Befruchtung erhalten bleibt (Fig. 11; Taf. XII, Fig. 30). Auch in der Verteilung der Stärke ist ein Unterschied bemerkenswert. Neben den Integumenten, von denen das innere nur relativ wenige feinkörnige Stärke enthält, enthält hier auch die ganze

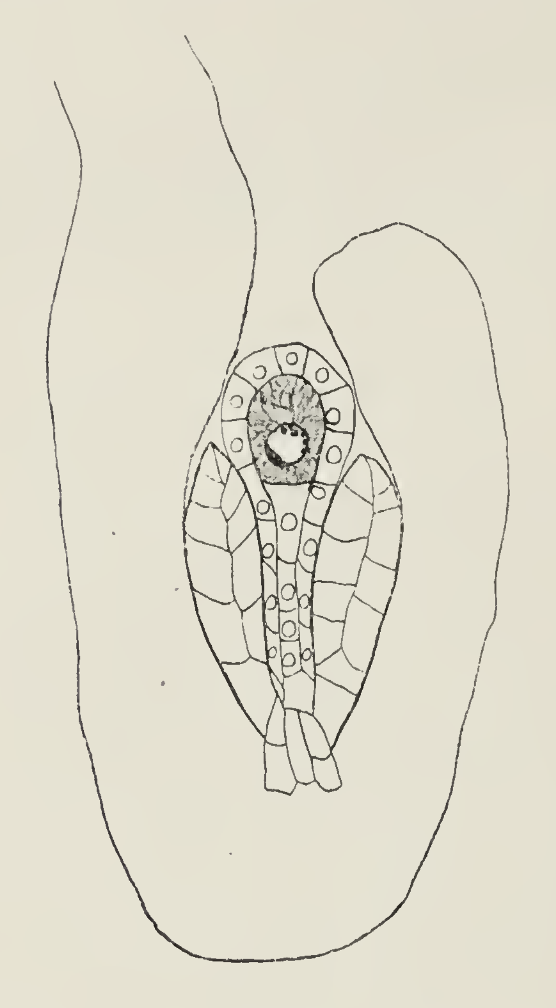


Fig. 11. Podostemon. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 400.

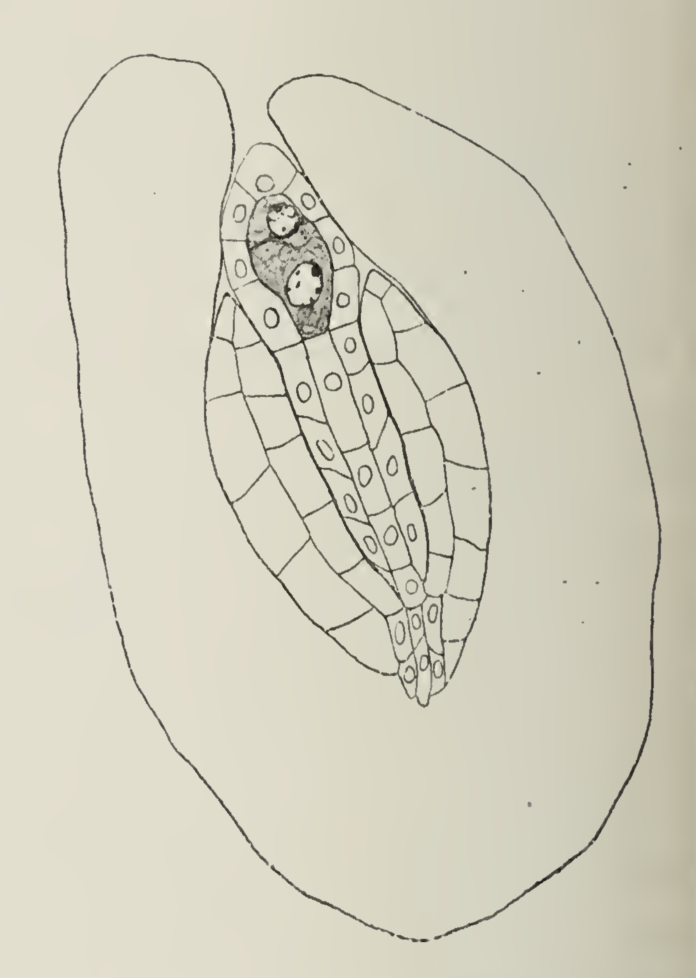
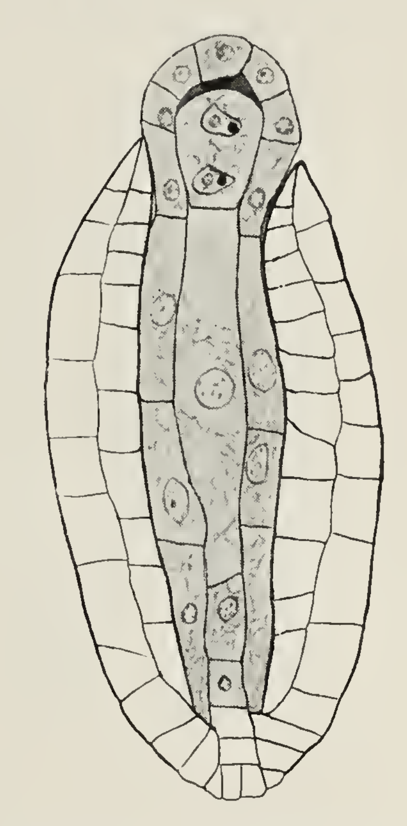


Fig. 12. Podostemon. Stadium der geteilten E. M. Z. Vergr. ca. 400.

zentrale Zellreihe des Nuzellus anfangs reichlich ziemlich feinkörnige Stärke (Taf. XII, Fig. 24), während die Außenzellschicht ganz stärkefrei ist. Nur in der die E. M. Z. umhüllenden Schicht treten einzelne Stärkekörner auf. — Ganz wie bei Lawia ist auch hier die Außenhaut des inneren Integuments schon deutlich kutinisiert. Die erste Teilung der E. M. Z verläuft nach dem gewohnten heterotypen Schema. Die Chromosomen zu zählen, gelang nicht, da sie sehr eng aneinander kleben (Taf. XII, Fig. 23). Die scharf zugespitzte Spindel erstreckt sich bis fast an die Hautschicht. Individualisierte Zentrosomen treten nicht auf. Die aus der Teilung resultierenden Zellen sind anfänglich gleich-

groß mit gleichgroßem Kern (Taf. XII, Fig. 24). Bald wächst die untere heran, während gleichzeitig die obere an Volumen abnimmt und der Kern sich unter stärkerer Farbspeicherung verkleinert (Taf. XII, Fig. 25). Schließlich wird die ganze Zelle als eine sich stark färbende Kappe am oberen Ende abgelagert (Taf. XII, Fig. 26). Die folgende Zellteilung zu beobachten gelang nicht, nur die aus der Teilung hervorgegangenen, sich schon abrundenden Kerne, wurden gesehen, die noch durch einige Spindelfasern miteinander verbunden sind (Taf. XII, Fig. 27). Sie liegen an der oberen und der unteren Seite der Zelle. Eine Protoplasmateilung findet nicht statt. Beide Kerne sind ganz gleich groß und der untere läßt auch in der Folge keinerlei Degenerationserscheinungen, wie wir sie bei Lawia sahen, erkennen. — Etwa in diesem Stadium, etwas früher oder später, hat sich die oberste, dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle der Zentralreihe des Nuzellus wesentlich gestreckt, ebenso wie die sie umhüllenden Zellen, während die nach dem Chalazaende zu gelegenen kaum gewachsen sind. Gleichzeitig ist die Stärke der zentralen Zellreihe fast verschwunden, während die umhüllenden Zellen jetzt wenige Stärkekörner enthalten. Alle Zellen sind sehr plasmaarm und besitzen große Zellkerne, die aber sehr arm an färbbarer Substanz sind (Fig. 13; Taf. XII, Fig. 27). Auch die Zellwände sind sehr dünn, aber deutlich zu erkennen. — Nunmehr teilen sich beide Kerne im Embryosack gleichzeitig, wie sich aus dem zur Beobachtung gelangten gleichzeitigen Knäuelstadium beider Kerne ergibt (Taf. XII, Fig. 28).


Fig. 13. Podostemon. Stadium des zweikernigen Embryosackes. Vergr. ca. 400.

Die aus der Teilung hervorgegangenen vier Kerne liegen so in der Zelle, daß die zwei der Mikropyle zugekehrten nebeneinander, die der Chalaza zugekehrten untereinander liegen (Taf. XII, Fig. 29). Die Teilungsspindel des oberen Kerns stand also senkrecht zur Achse der Samenanlage, die des unteren ihr parallel. Sehr bald findet eine Abgrenzung der Protoplasten statt, die bei der durch die Fixierung verursachten Plasmolyse sich scharf voneinander ablösen (Taf. XII, Fig. 30). Auf diese Weise ist der zur Befruchtung fertige Embryosack gebildet. In den beiden oberen Zellen treten meist sehr deutliche, von der Kappe ausgehende Streifungen auf, die an den Fadenapparat in den Synergiden einiger anderer Dikotylen erinnern. — Die Ausbildung des Embryo-

sackes unterscheidet sich also von der von Lawia dadurch, daß die der Kappenbildung folgende Teilung bei Lawia einen bald degenerierenden Kern entstehen läßt, während er bei Podostemon erhalten bleibt und teilungsfähig ist. Während aber bei Lawia nunmehr der obere Kern eine zweimalige Teilung erfährt, so daß aus ihm vier Kerne entstehen, teilt er sich bei Podostemon nur einmal zu zwei Kernen, während der untere gleichfalls zwei Kerne ausbildet. Bei Lawia liegen im reifen Embryosack drei Protoplasten an der Mikropylenseite, von denen einer der Eikern ist und darunter ein weiterer Protoplast mit einem größeren und einem in Degeneration begriffenen Kern. Bei Podostemon liegen an der Mikropylenseite nur zwei Protoplasten. Der darunter liegende

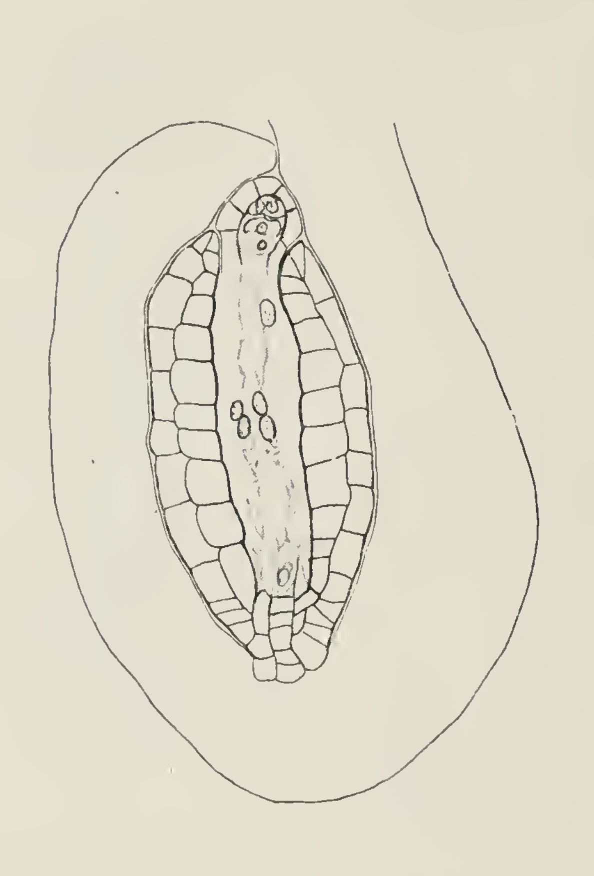


Fig. 14. Podostemon. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 180.

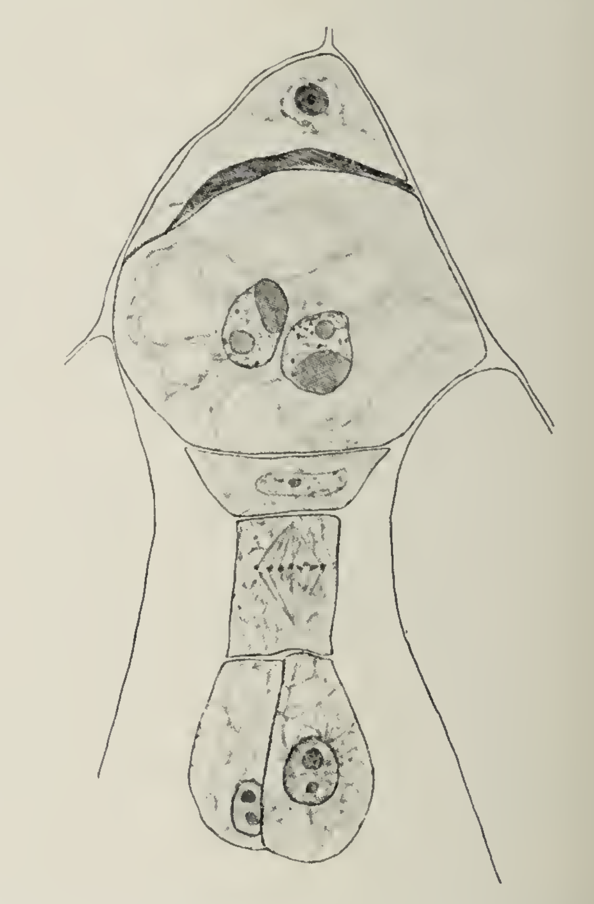


Fig. 15. Podostemon. Junger Embryo. Vergr. ca. 625.

ist das Ei, während an der Chalazaseite ein einkerniger Protoplast liegt. — Während dieser Zeit haben sich die Zellwände des inneren Integument noch stärker kutinisiert. Ebenso sind die Wände der zwischen ihnen gelegenen schmalen Zellen der Chalaza stark kutinisiert. Alle diese Zellwände färben sich mit Kalilauge gelb und sind gegen konzentrierte Schwefelsäure sehr resistent. Holzreaktion geben sie nicht. — Der von ihnen umschlossene bisher von den vergrößerten Nuzellarzellen eingenommene Raum ist jetzt nicht mehr durch Zellwände gekammert. Er enthält von festen Bestandteilen nur sehr geringe Reste des Protoplasma der aufgelösten Zellen und deren Zellkerne, welche noch größer und ärmer an färbbarer Substanz geworden sind (Fig. 14).

Wärend ganz wie bei Lawia auch hier neben dem Embryosack
n Funikulus eine stärkefreie Zone sich von den sonst mit Stärke er-
üllten Integumenten und der Plazenta abhebt, sind nur die sich kutini-
ierenden schmalen Zellen der Chalaza stets stärkefrei, während die
ngrenzenden bei Lawia stärkefreien Zellen, wie die übrigen Zellen des
nteguments Stärke enthalten.

Zur Befruchtung muß sich der Pollenschlauch seinen Weg zwischen
en Zellen der den Embryosack umhüllenden Nuzellarschicht bahnen
Taf. XII, Fig. 31), die von einer deutlichen Cuticula bedeckt ist. Bei seinem
Eindringen in den Embryosack degenerieren beide oberen Zellen und
s werden im Protoplasma zwei kleine Kerne sichtbar, von denen einer
nit dem Eikern verschmilzt (Taf. XII, Fig. 31—33). Öfters treten
n dem verschmolzenen Kern eigentümliche Chromatinballungen auf
Taf. XII, Fig. 34). Eine Verschmelzung mit dem Zellkern des
nteren Protoplasten konnte nicht beobachtet werden. Diese Zelle
vird, während die befruchtete Eizelle heranwächst, mehr und mehr
usammengepreßt (Taf. XII, Fig. 32) und degeneriert zuletzt (Taf.
XII, Fig. 33). Dann teilt sich der befruchtete Eikern (Taf. XII,
Fig. 35). Auch bei dieser Spindel konnte nicht mit Sicherheit die
Zahl der Chromosomen festgestellt werden, die aber auf etwa 20
Doppelchromosomen geschätzt werden kann. Von den so entstehenden
zwei Zellen des Embryo verlängert sich die untere in den mit wässe-
iger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum (Taf. XII, Fig. 36). Dieser ist nicht wie
bei Lawia durch die gegeneinander wachsenden Integumente noch
veiter vom oberen Teil des Nuzellus getrennt worden. Immerhin hat
ler Proembryo augenscheinlich einen gewissen Widerstand der tren-
nenden Wand zu überwinden. Denn öfters dringt er zuerst mit einem
Fortsatz an der Seite ein, wobei auch noch jetzt die degenerierte un-
erste Zelle des Embryosackes als sich dunkel färbende Kappe vor-
handen ist (Taf. XII, Fig. 36).

Bei der weiteren Entwicklung des Embryos wächst die oberste
Zelle stark heran, indem sie unter Auflösung der äußeren Nuzellar-
hülle den Raum des ganzen oberen Teiles des Nuzellus ausfüllt. Sie
enthält stets zwei Kerne. Ihr schließt sich an eine schmale Zelle und der
anggestreckte Embryoträger, der an seiner Spitze die Embryonalkugel
rägt (Fig. 15). Während der Embryo so seine erste Teilung im unteren
Hohlraum erfährt, sind hier die letzten Reste fester Inhaltsbestand-
eile, Kern und Protoplasma, vollständig verschwunden. — Der
Embryo schwimmt also in einem mit Flüssigkeit gefüllten Hohl-
raum, der rings durch Cuticula von der übrigen Samenanlage ge-

trennt ist. — Für die weitere Entwicklung stand mir Material nic
zur Verfügung.

3. Dicraea elongata Tul.

Die stielrunden Thalli dieser Pflanze fluten oft mehrere Dez
meter lang an ziemlich schnell fließenden Stellen. Sie sind mit kleine
Blättern bedeckt und tragen an dem dem Substrat zugekehrten En
reichlich Blütenknospen. Je nachdem die einzelnen Teile des Thall
der Luft ausgesetzt sind, blühen die Blüten auf, so daß an einem Thallu
stück sich ziemlich alle Entwicklungsstadien befinden können.

Die Spezies zeigte sehr junge Entwicklungsstadien der Blüte; i
ihnen erscheinen die jungen Samenanlagen als leicht gekrümmte Hervo
wölbungen der Plazenta, die aus einer zentralen Zellreihe und de
einschichtigen Hülle bestehen (Fig. 16). Während dann aus der de

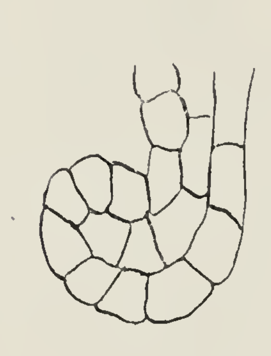


Fig. 16. Dicraea. Embryonalhöcker der Samenanlage. Vergr. ca. 400.

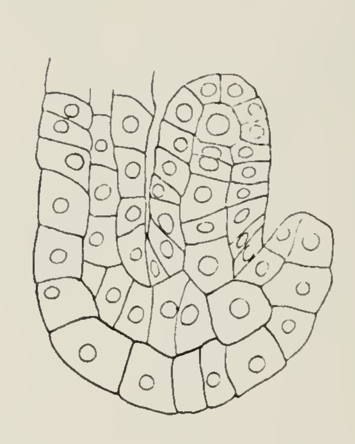


Fig. 17. Dicraea. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 400.

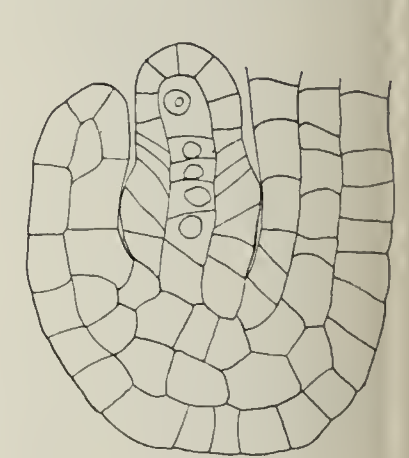


Fig. 18. Dicraea. Jugendliche Samenanlage (etwa älter). Vergr. ca. 400.

Raphe abgewandten Seite das äußere Integument hervorwächst, trete
in der einschichtigen Zellhülle des Nuzellus Zellteilungen auf (Fig. 17)
An der dem äußeren Integument unmittelbar anschließenden Zone ent
wickelt sich das innere Integument (Fig. 18). Eine weitere Schich
tafelförmiger Zellen entsteht durch wiederholte Zellteilung in der Zon
unterhalb der obersten sich stark vergrößernden Zelle der zentrale
Zellreihe, der E. M. Z., und bildet die Streckungszone des Nuzellu
(Fig. 19). Nuzellus, ebenso wie das innere Integument, sind zu diese
Zeit ganz stärkefrei, während das äußere Integument, ebenso wie Plazenta und Fruchtknotenwand mit Stärke angefüllt sind. Die fertig
ausgebildeten Pollenkörner mit vegetativem und generativem Zellkern
sind stärkefrei. Hingegen enthält die Antherenwand etwas, der Staubfaden reichlich Stärke.

Die der E. M. Z. unmittelbar anstoßende Zelle der Zentralreihe
des Nuzellus dehnt sich sehr bald (Fig. 20), wobei die Zellen der Hüll-

:hicht stark zusammengedrückt werden. — Gleichzeitig hat sich die .M. Z. stark gestreckt. Sehr deutlich sind in ihrem oberen und unteren eile Protoplasmaballungen, wie sie schon für Podostemon beschrieben urden. — Zwischen diesem Entwicklungsstadium und dem reifen mbryosack konnten nicht alle Zwischenstadien aufgefunden werden, nmerhin genügend, um die Entstehung der Zellteilungen im reifen mbryosack mit Sicherheit feststellen zu können. — In dem jüngsten eser Entwicklungsstadien liegt am mikropylen Ende des Embryosackes ne kappenförmige Zelle mit homogenen Inhalt. Ihr schließt sich ne große Zelle mit großem Zellkern an, der am Chalazaende eine einere Zelle mit kleinerem Zellkern folgt (Taf. XIII, Fig. 44). Es kann ıum einem Zweifel unterliegen, daß ganz wie bei Podostemon sich ıerst die obere Zelle ıs der E. M. Z. abgeennt hat, während die ntere Zelle das Produkt nes zweiten Teilungs:hrittes ist. Bei dem ächsten Stadium sehen ir die obere Zelle zu ner kleinen dunkel geırbten Kappe reduziert, ährend in der darunter egenden Zelle eine Kern:ilung erfolgt ist, bei er die Kernspindel in er Richtung der Längs:hse der Samenanlage egt. Die Kerne sind och durch Spindelfasern miteinander verbunden (Taf. XIII, Fig. 46). Während nunmehr die obere Kappe bis zu einem ganz kleinen dunkel efärbten Gebilde zusammenschrumpft, hat sich der Protoplast zwischen en beiden Kernen geteilt, so daß jetzt drei Protoplasten im Embryoıck übereinander liegen. von denen die beiden obersten einen gleichroßen Zellkern, der unterste einen kleineren Kern besitzt (Taf. XIII, ig. 47). Nunmehr teilt sich auch der untere kleinere Kern (Taf. III, Fig. 49 *c*, Querschnittsbilder des Embryosackes) und es kann eine rennung der Protoplasten stattfinden (Taf. XIII, Fig. 48 u. 50). Diese rotoplasten können entweder genau nebeneinander liegen (Taf. XIII, Fig. 8) oder etwas schräg nach der Längsachse des Embryosackes verschoben

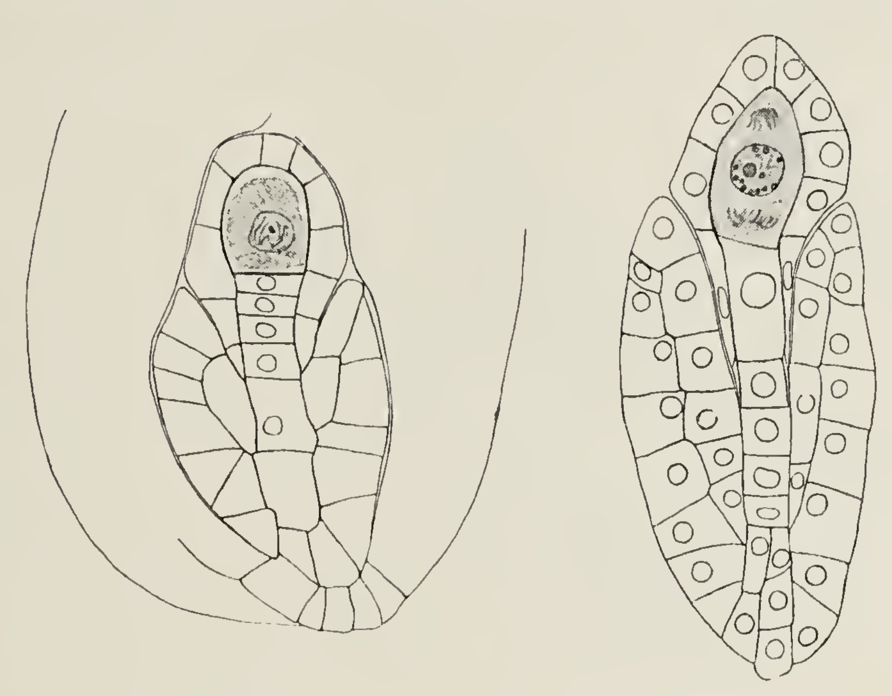


Fig. 19. Fig. 20.

Fig. 19. Dicraea. Jugendliche Samenanlage (noch älter). Vergr. ca. 500.

Fig. 20. Dicraea. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 500.

sein (Taf. XIII. Fig. 50). Ihre Kerne sind ausgezeichnet durch den Besitz sicl stark färbender Chromatinballen. — Die Entwicklung der übrigen Samen anlage verläuft folgendermaßen: Schon während der ersten Teilung de E. M. Z. haben sich die zwischen dem inneren Integument gelegene Zellwände der Zellen des Nuzellus aufgelöst. Der so entstanden Hohlraum ist mit dem Protoplasma und den Zellkernen dieser Zelle erfüllt (Fig. 21). Diese Zellkerne liegen öfters in dichten Klumpe geballt (Taf. XIII, Fig. 45). Direkte oder indirekte Kernteilunge kommen aber nicht vor. Die Kerne färben sich anfangs ziemlich star mit Anilinfarbe (Taf. XIII, Fig. 45), werden aber bald inhaltsärme (Fig. 22).

Weder in dem den Hohlraum erfüllenden Protoplasma ist Stärke vorhanden, noch enthielten die Nuzellarzellen zu irgendeiner Zeit

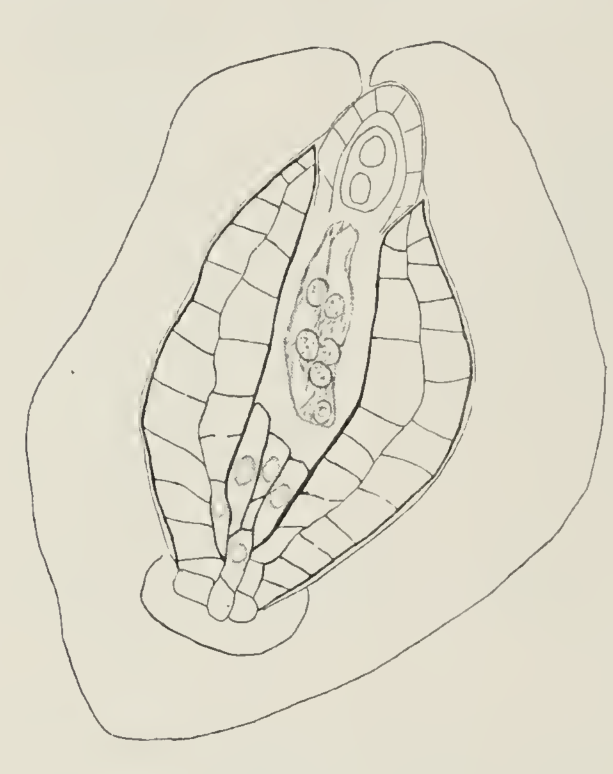


Fig. 21.

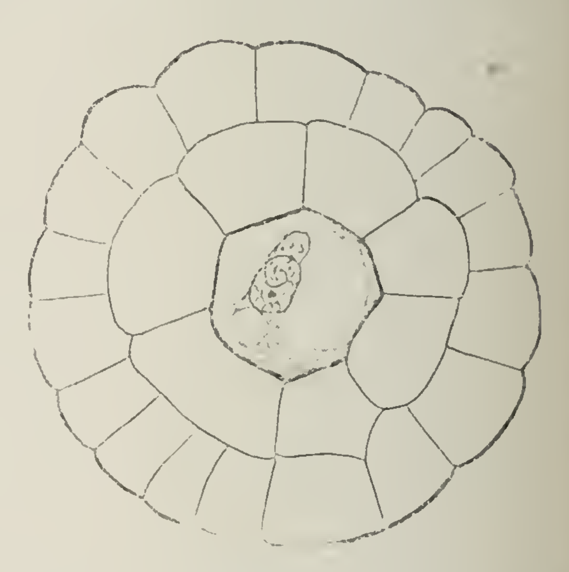


Fig. 22.

Fig. 21. Dicraea. Stadium der geteilten E. M. Z. Vergr. ca. 350.

Fig. 22. Dicraea. Stadium der geteilten E.M.Z. Querschnitt durch Nuzellarhöhle und inneres Integument. Vergr. ca. 625.

Stärke, ebensowenig wie die sie nach der Chalaza begrenzenden Zellen. Alle übrigen Zellen des äußeren und inneren Integuments ebenso wie die der Plazenta sind mit Stärke gefüllt. Auch die Fruchtknotenwand enthält reichlich Stärke, bis auf die innerste Zellreihe, die schon groß und kutinisiert sich zur Fruchtschale umbildet. Die Außenhaut des inneren Integuments ist schon deutlich kutinisiert.

Während der weiteren Ausbildung des Embryosackes wächst die Samenanlage beträchtlich heran, wobei gleichzeitig der Hohlraum an Länge und Breite erheblich zunimmt (Fig. 23). Die Samenanlagen mit fertigem Embryosack enthalten in ihm nur noch wenige Reste vom Protoplasma mit schwach färbbaren Zellkernen. Die ihn an der Chalaza begrenzenden unteren Zellen sind jetzt stark verdickt und ku-

tinisiert (Fig. 23), wie sich auch deutlich auf Querschnittsbildern erkennen läßt (Fig. 24). Da auch die Wände des inneren Integuments stark kutinisiert sind, ist der innere Hohlraum schon jetzt von den Zellen der übrigen Samenanlage abgeschlossen. Unmittelbar nach der Befruchtung sind im noch etwas vergrößerten Hohlraum auch die letzten Reste von Protoplasma und Zellkern verschwunden (Fig. 25). — Während also der Bau der übrigen Samenanlage dem der bisher beschriebenen Podostemaceen im wesentlichen gleicht und nur in der Entwicklungsfolge Unterschiede aufweist, unterscheidet sich der fertige Embryosack sehr wesentlich von den bisher beschriebenen. Denn bei Dicraea folgt unterhalb der noch völlig erhaltenen umhüllenden Zellschicht des Nu-

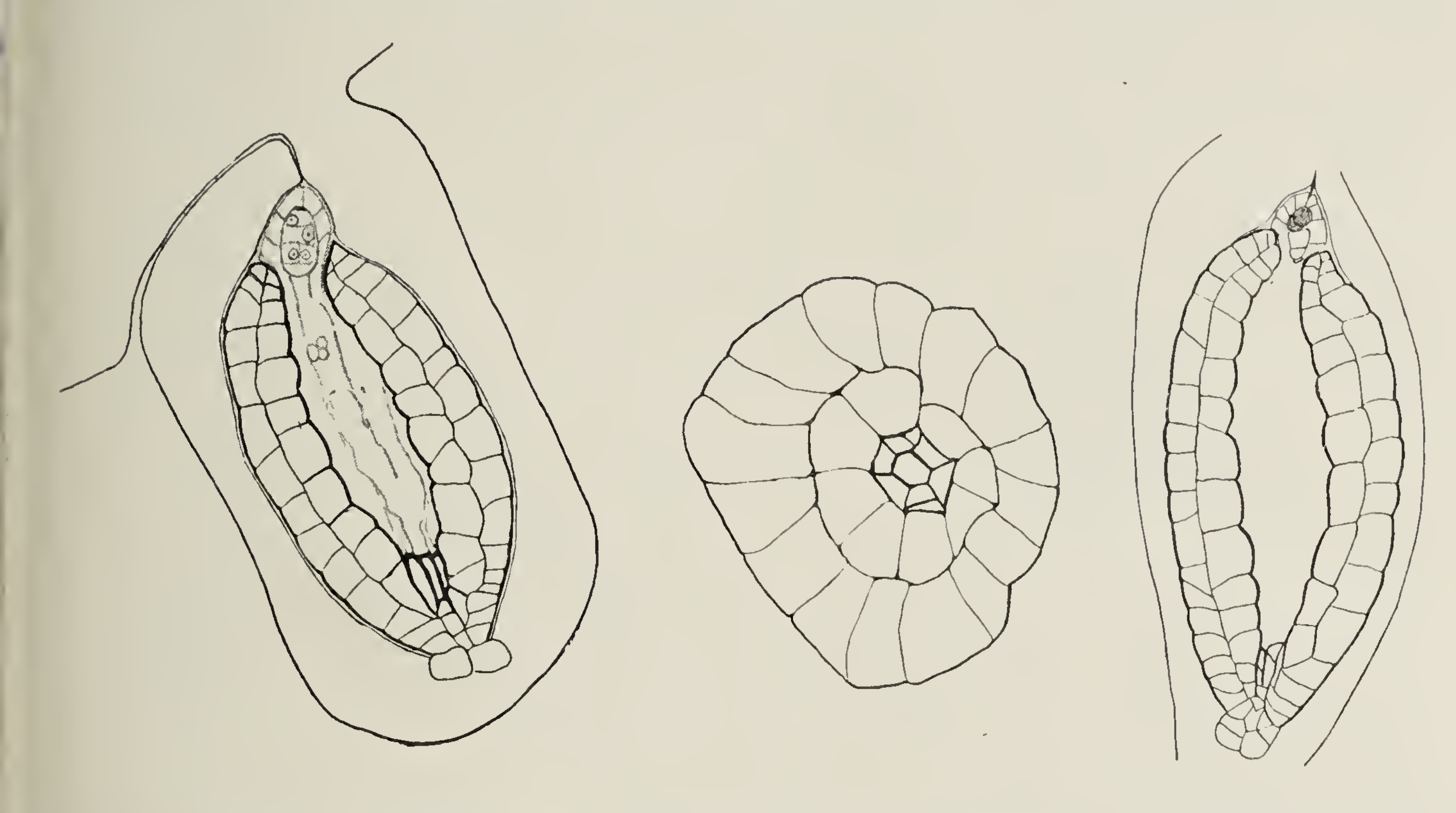


Fig. 23. Dicraea. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 220.

Fig. 24. Dicraea. Befruchtungsfähige Samenanlage. Querschnitt durch Hypostase. Vergr. ca. 375.

Fig. 25. Dicraea. Befruchtete Samenanlage. Vergr. ca. 150.

zellus auf den geringen Rest einer kappenförmigen Zelle ein mit dichtem Protoplasma gefüllter Protoplast mit einem großen fast homogen erscheinenden Kern, weiter ein Protoplast mit großem Kern mit deutlicherem Chromatinnetz; sein Protoplasma ist stark vakuolig. Auf den Chromatinreichtum der Kerne, der sich nach unten anschließenden kleinen Protoplasten, die sich vielleicht nicht immer zu trennen brauchen, wurde schon hingewiesen. In den Hunderten zur Untersuchung gelangten reifen Samenanlagen wurde der Embryosack stets in genau gleicher Anordnung der Zellen angetroffen.

Der Unterschied zu Podostemon liegt hauptsächlich darin, daß hier die Spindel bei der Teilung des oberen Zellkernes in der Achse der

Samenanlage liegt, während die des unteren Kernes senkrecht zu ihr steht, während bei Podostemon gerade umgekehrt die Kernspindel des oberen Zellkernes senkrecht zur Achse der Samenanlage und die des unteren ihr parallel steht. Noch größer ist aber der Unterschied, wenn wir die Herkunft des Eikernes in Betracht ziehen. Während bei Podostemon der Eikern aus der Kernteilung des unteren Kernes hervorgeht, geht er bei Dicraea aus der Kernteilung des oberen Zellkernes hervor. — Wie nämlich die folgenden Entwicklungsstadien zeigen, ist der Eikern der untere aus der Teilung des oberen hervorgegangene Kern. Im reifen Embryosack ist also die Eizelle der zwischen dem oberen großen und den unteren kleinen Protoplasten gelegene Protoplast. — Nachdem der Pollenschlauch durch die Zellhülle der Spitze des Nuzellus sich hindurch gezwängt hat, degeneriert die obere Zelle und



Fig. 26. Dicraea. Zweizelliger Embryo. Vergr. 375.



Fig. 27. Dicraea. Junger Embryo. Vergr. 375.

die befruchtete Eizelle wächst stark heran. Die beiden unteren Zellen sind noch deutlich an ihrer Basis zu erkennen (Taf. XIII, Fig. 51). Auch am zweizelligen Embryo läßt sich noch der Pollenschlauch, die degenerierte obere Zelle und die Reste der unteren Zellen erkennen, die wie eine Hülle die Spitze des jungen Embryo umgeben (Fig. 26). Die nächsten Stadien der Embryonalentwicklung decken sich mit der für Podostemon beschriebenen. Die Stelle der degenerierenden Nuzellarkappe nimmt jetzt die große Trägerzelle ein, die stets zwei große dicht aneinander liegende Kerne enthält. Sie hat seitliche Hervorwölbungen getrieben, mit denen sie sich in das Gewebe des äußeren Integuments und des Funikulus hinein zu zwängen beginnt (Fig. 27). Ihr folgen zwei ungleich lange Zellen des Embryoträgers, denen sich die noch ungeteilte Embryonalkugel anschließt. — Während nun

die Embryonalkugel sich teilt und weiterhin der entstehende Embryo den vorgebildeten Hohlraum zwischen dem Integument ausfüllt, hat die obere große Zelle mit ihren beiden großen Zellkernen zahlreiche lange fadenförmige Fortsätze seitlich in das Gewebe des äußeren Integument und des Funikulus hineingesendet. Sie verlaufen fast genau in der Längsrichtung der Samenanlage nach der Chalaza zu, so daß sie das ganze innere Integument umspinnen. Auf Mikrotomschnitten lassen sich nur die Anfänge der Fortsätze erkennen (Taf. XIII, Fig. 52). Bei vorsichtiger Präparation des Alkoholmaterials in konzentrierter wässeriger Kalilauge gelingt es aber, die ganze Zelle frei zu bekommen. Sie hat quallenförmige Gestalt (Taf. XIII, Fig. 54). Die Zahl der Arme schwankt zwischen 8 und 10.

Die Fertigstellung des Samens erfolgt durch Umbildung der äußeren Zellschicht des äußeren Integuments in eine Schleimschicht. Es quillt zu diesem Zwecke die äußere Zellhaut in das Innere der Zellen vor und drückt das Lumen mit seinen wenigen Stärkekörnern halbmondförmig zusammen (Taf. XIII, Fig. 52). Bei der Quellung werden in dieser Schicht radiär zur Außenseite verlaufende Poren sichtbar (Taf. XIII, Fig. 53*b*), die, von der Oberfläche gesehen, wie runde Tüpfel erscheinen (Taf. XIII, Fig. 53*a*). Unmittelbar über der Haustorialzelle an der Mikropylenseite unterbleibt ihre Bildung oder ist wenigstens sehr gering (Taf. XIII, Fig. 52). Die inneren Zellen des äußeren Integuments werden zusammengedrückt durch die etwas vergrößerte und stark verdickte äußere Zellschicht des inneren Integuments, die sich auch dem Embryoträger fest anlegt Sie enthält noch immer etwas Stärke, ebenso wie die innere Schicht, die im reifen Samen meist auch zerdrückt ist.

4. Hydrobrium olivaceum (Garden.), Tul.

Wie Willis eingehend in der Lebensbeschreibung der Podostemaceen ausführt, werden die den Felsen eng anliegenden und sie fast lückenlos überdeckenden Thallome der Pflanzen an den Rändern sehr schnell strömender Adern der Stromschnellen gefunden. — Wohl bei keiner Form läßt sich so deutlich die Abhängigkeit des Aufblühens vom Sinken des Wasserspiegels und der damit verbundene Übergang zum Luftleben erkennen. Während an dem vom Wasser überfluteten Teil die Blüten noch von der schützenden Spatha umschlossen sind, entfalten sich die kurz gestielten Blüten dicht daneben an den Stellen, welche vom Wasser nicht mehr erreicht werden. Vielleicht nur wenige Zentimeter weiter vom Wasserrand entfernt, stehen die reifen Früchte.

die nicht größer sind als die Fruchtknoten der eben entfalteten Blüte. — So konnte auch leicht Material von fast allen wesentlichen Entwicklungsstadien eingesammelt werden. Dennoch bereitete die Untersuchung auf Mikrotomschnitten durch den sehr spröden Fruchtknoten ziemliche Schwierigkeiten. — Die junge hakenförmige Samenanlage besteht genau wie bei den übrigen Podostemaceen aus einer, von einer einschichtigen Hülle umschlossenen zentralen Zellreihe (Fig. 28). Ihr Bau läßt sich auch auf Querschnitten gut verfolgen, die senkrecht zur Krümmung verlaufen und so die zentrale Zellreihe mit den umhüllenden Zellen zweimal durchschneiden (Fig. 29). Das innere Integument wölbt sich ziemlich weit oben an dem jugendlichen Nuzellus hervor, zu einer

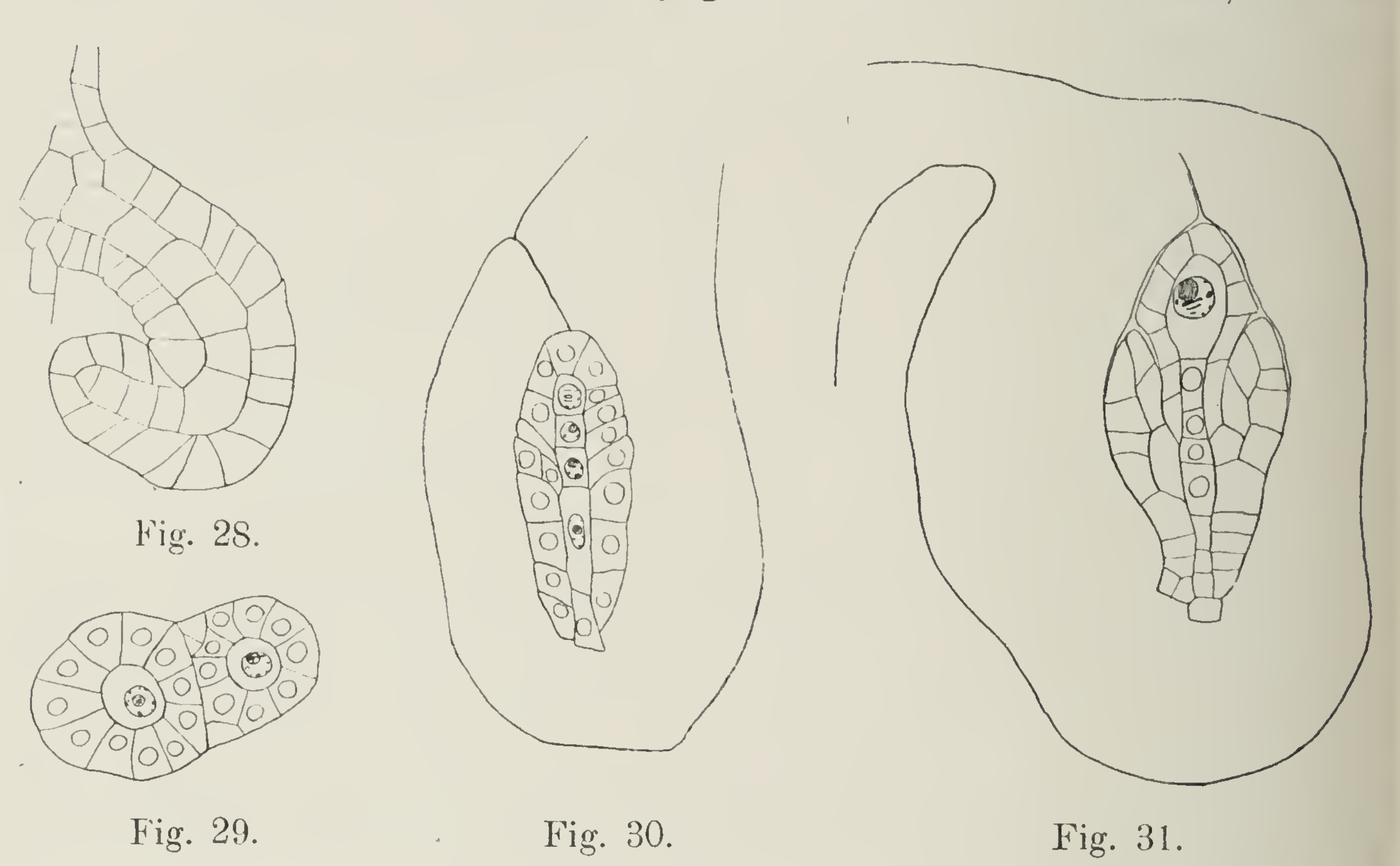


Fig. 28. Hydrobrium. Embryonalhöcker der Samenanlage. Vergr. ca. 375.
Fig. 29. Hydrobrium. Embryonalhöcker der Samenanlage. Querschnitt. Vergr. ca. 375.
Fig. 30. Hydrobrium. Jugendliche Samenanlage. Vergr. ca. 300.
Fig. 31. Hydrobrium. Jugendliche Samenanlage (etwas älter). Vergr. ca. 300.

Zeit, wo das äußere Integument eben fertig gebildet ist (Fig. 30). Sonst gleicht die jugendliche Samenanlage mit der E. M. Z. durchaus der der übrigen Podostemaceen (Fig. 31). Auch hier beginnt dann die der E. M. Z. unmittelbar anschließende Zelle der zentralen Zellreihe sich zu strecken. ebenso wie die sie umgebenden Zellen der Nuzellarhülle, während gleichzeitig die E. M. Z. sich dehnt.

Ehe noch aber in ihr irgendwelche Teilungen sichtbar werden, beginnen bereits die gestreckten Zellen nebst einigen benachbarten ihre Zellwände aufzulösen (Fig. 32; Taf. XIV, Fig. 55). Ihre, wie ein Querschnittsbild zeigt (Fig. 33), anfangs noch getrennten Protoplasten enthalten sehr

chromatinreiche Zellkerne. Sehr bald aber vereinigen sie sich zu einer einheitlichen Protoplasmamasse, indem sich ihre Kerne in der Mitte des sich beim weiteren Wachstum der Samenanlage vergrößernden Hohlraumes zu einem Klumpen zusammenballen (Fig. 34). Hier bleiben sie auch während des weiteren Wachstums des Hohlraumes liegen, indem sie entweder fest aneinander gepreßt einen fast traubenartigen Körper bilden (Taf. XIV, Fig. 61) oder mehr oder weniger lose durch Plasma miteinander verbunden sind (Taf. XIV, Fig. 60). Irgendwelche auf Kernteilung schließende Bilder wurden nie beobachtet. — Zur Bildung des Embryosackes scheidet die E. M. Z. eine bald kappenartig degenerierende Zelle

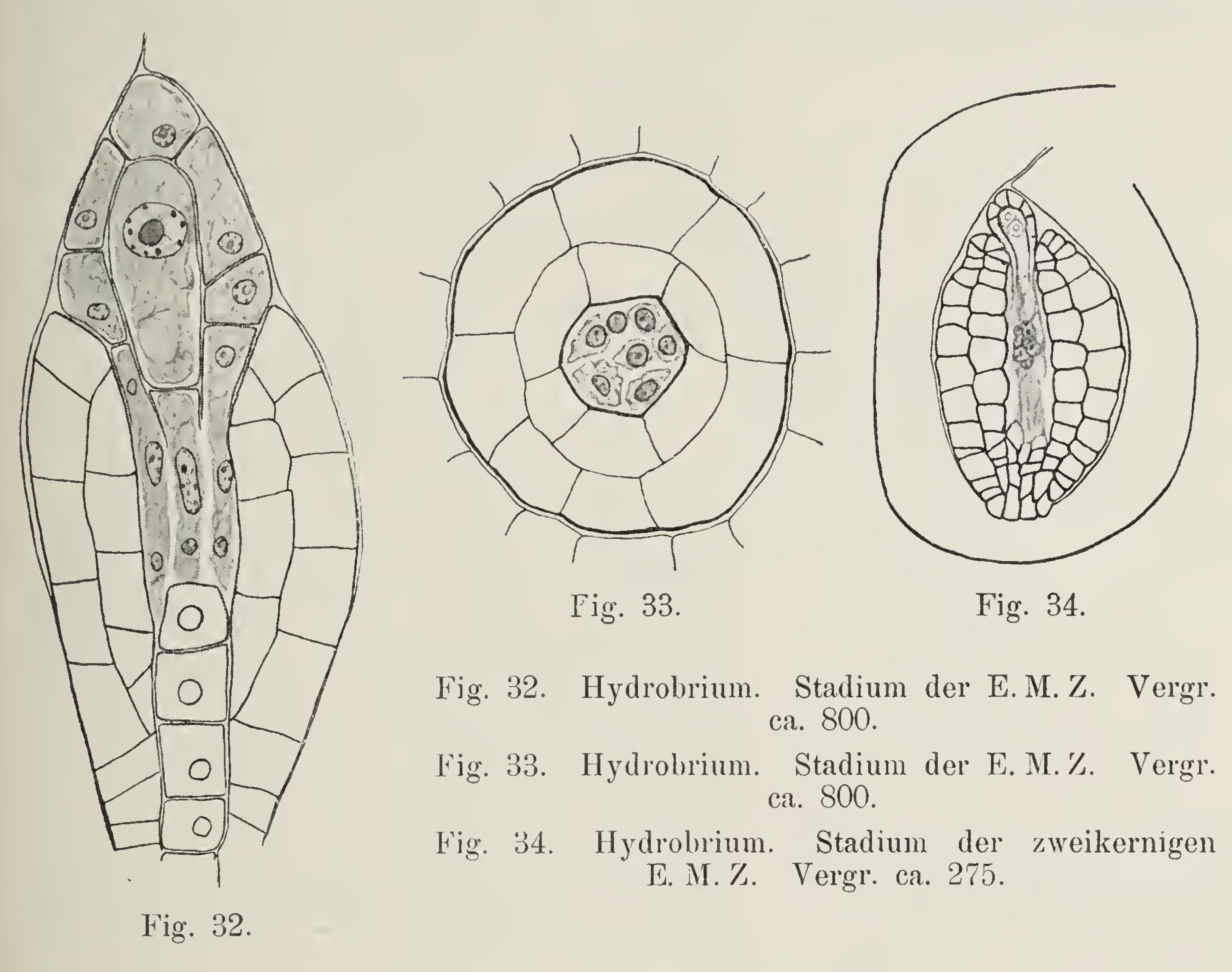


Fig. 32. Hydrobrium. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 800.

Fig. 33. Hydrobrium. Stadium der E. M. Z. Vergr. ca. 800.

Fig. 34. Hydrobrium. Stadium der zweikernigen E. M. Z. Vergr. ca. 275.

nach dem Mikropylenende ab und teilt sich dann parallel zur Längsachse der Samenanlage (Taf. XIV, Fig. 56). Zwischen den beiden Kernen findet eine Protoplastenteilung nicht statt. Sie rücken an beide Seiten des sich weiter verlängernden Embryosackes und teilen sich dort noch einmal (Taf. XIV, Fig. 57). Diese so entstandenen vier Kerne liegen anfänglich im ungeteilten Protoplasma. Seine Teilung in einzelne Protoplasten findet dann so statt, daß die beiden am Mikropylenende liegenden Kerne an Volumen abnehmen und ihre getrennten Protoplasten mehr oder weniger halbmondförmig um den darunter liegenden Protoplasten mit großem Zellkern gruppieren (Taf. XIV, Fig. 58). Diesen schließt sich nach unten ein

kleiner Protoplast mit sehr stark verkleinertem Zellkern mit starkem Chromatingehalt an. Der stark vergrößerte Hohlraum ist zu dieser Zeit noch ziemlich reichlich mit Protoplasma erfüllt und auch der Kernballen besteht aus chromatinreichen Kernen (Fig. 35). Bei der Befruchtung konnte nur die Vereinigung eines männlichen Kernes mit dem Eikern beobachtet werden (Taf. XIV, Fig. 62). Auch hier beginnt die Embryonalentwicklung in gewohnter Weise mit der Bildung einer Haustorialzelle mit zwei Zellkernen. Bald entwickeln sich seitliche Fortsätze, die in das Gewebe des äußeren Integuments und des Nuzellus eindringen (Fig. 36). In den reifen Samen, deren Samenschalenstruktur der von Dicraea durchaus gleicht, lassen sich in konzentrierter Kalilauge die Spuren dieser Haustorienarme von der degenerierten Zelle bis weit über die Mitte des Samens nach der Chalaza zu verfolgen.

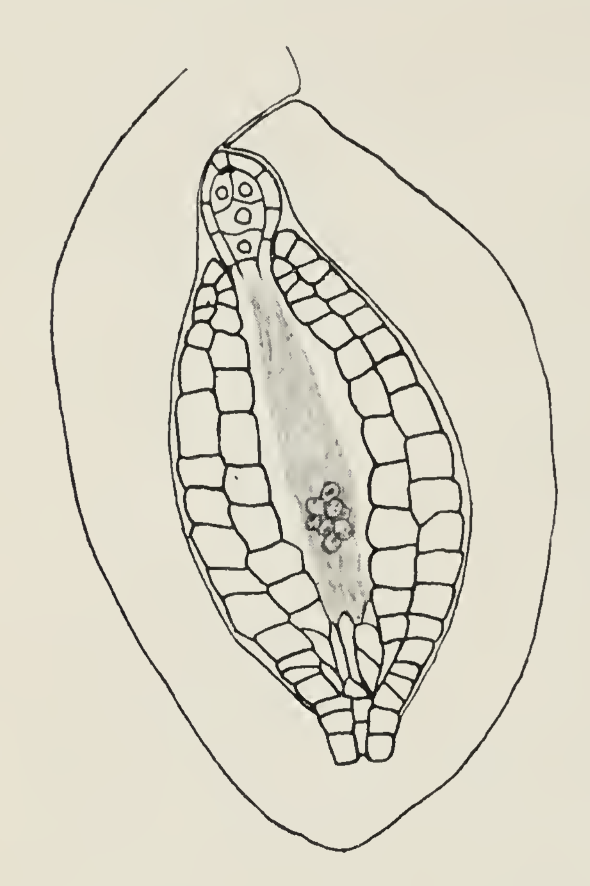


Fig. 35. Hydrobrium. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 275.

5. Farmeria metzgerioides (Trimen), Willis.

Wie Willis mit Recht hervorhebt, sind die Stellen, wo Farmeria im Mahaweli - Ganga gefunden wird, sehr charakteristisch. Sie werden meist nicht direkt von den Sonnenstrahlen getroffen, sondern sind durch überhängende Steine oder Uferpflanzen beschattet. Die Blüte gleicht in ihrer Gestalt im ganzen dem der übrigen untersuchten ostindischen Eupodostemeen, doch wird nur ein Staubfaden gebildet. Sie bleibt zum größten Teil in der Spatha eingeschlossen und nur Griffel- und Staubfäden sehen hervor. — Wesentlich weicht der Bau des Fruchtknotens von dem anderer Podostemaceen ab. Statt zahlreicher Samenanlagen enthält er nur zwei, die links und rechts an der Basis der mächtigen Plazenta in dem oberen Fach des zweifächerigen Fruchtknotens inseriert sind. Das dem Substrat zugekehrte Fach ist ganz reduziert und nach dem Griffelende zu verschoben. Die Samenanlagen

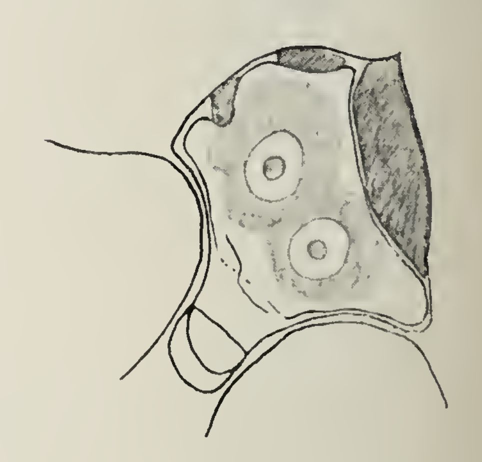


Fig. 36. Hydrobrium. Junger Embryo. Vergr. ca. 550.

sind sehr groß. Sie übertreffen in ihrer Länge die von Podostemon um fast das Doppelte. — Nur eine einzige Blüte enthielt jüngere Stadien der Embryosackentwicklung. In beiden Samenanlagen befand sich am Mikropylende eine Kappe von zwei zusammengefallenen Zellen (Taf. XIV, Fig. 63 u. 64). Der primäre Kern des einen Embryosackes war ungeteilt, während sich der andere soeben parallel der Längsrichtung der Samenanlage geteilt hatte (Taf. XIV, Fig. 64). Sonst gelangten nur reife Samenanlagen zur Beobachtung. Ihr äußeres Integument, das ebenso wie die Plazenta mit Stärke vollgepfropft ist, ist besonders mächtig entwickelt. Es ist vielschichtig, während es bei den übrigen Podostemaceen zwei- bis dreischichtig ist. — Sehr auffallend ist auch der große Unterschied der einzelnen Zellen und Zellkerne zu dem der anderen Podostemaceen, während die Größe der den Embryosack umgebenden Nuzellarhüllzellen in radialer Ausdehnung bei Hydrobrium ca. 6 μ beträgt, erreicht sie hier eine Größe von ca. 12 μ. Dementsprechend ist auch die Größe des Embryosackes, seiner Zellen und Zellkerne. Der Embryosack gleicht sonst sehr demjenigen von Hydrobrium (Taf. XIV, Fig. 65). Auch hier folgen unter einem Kappenrest zwei Protoplasten mit kleineren Zellkernen, die, wie die manchmal noch sichtbaren verbindenden Spindelfasern zeigen, aus einer Zelle hervorgegangen sind. Sie umschließen mehr oder weniger halbmondförmig einen Protoplasten mit sehr großem Zellkern. An diesen schließt sich wiederum ein kleinerer Protoplast mit ziemlich kleinem Zellkern an. Doch ist dieser Protoplast lange nicht so reduziert wie der entsprechende bei Hydrobrium. — Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Entwicklung in gleicher Weise wie dort erfolgt ist. — Der sich an den Embryosack anschließende Hohlraum enthält nicht gar zu reichlich Protoplasma, und durch den ganzen

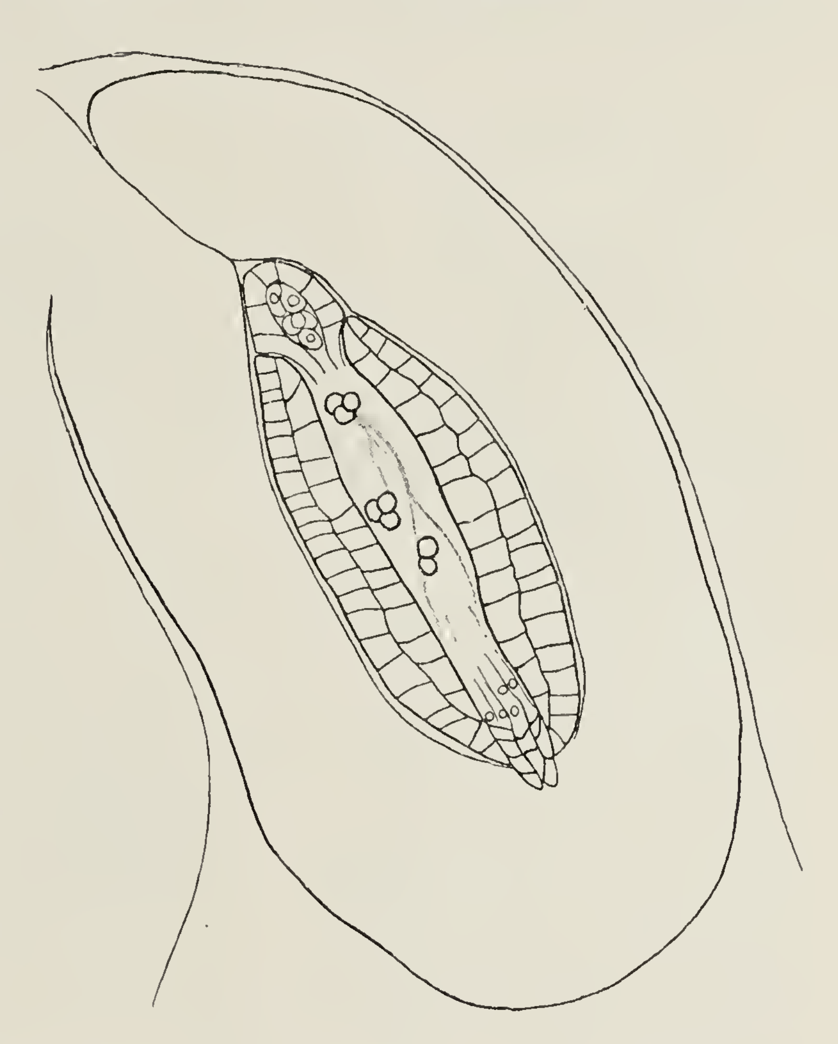


Fig. 37. Farmeria. Befruchtungsfähige Samenanlage. Vergr. ca. 150.

Raum zerstreut, meist in Gruppen zu zwei oder drei vereinigte sehr große aber ziemlich chromatinarme Zellkerne (Fig. 37 u. 38). Der Hohlraum ist ganz stärkefrei, ebenso die unmittelbar anstoßenden Zellen an der Chalazaregion, während noch zwei weitere anstoßende Zellschichten sehr kleine Stärkekörner enthalten. Stärkefrei ist auch hier wieder die Stelle, wo der Funikulus der Plazenta ansetzt. — Die den Hohlraum begrenzende Wand des inneren Integuments, ebenso wie deren äußere Haut ist mit einer starken Cuticula bedeckt, die stärker ist als z. B. die den Fruchtknoten an der Außenseite überziehende. — Die großen Zellen der inneren Zellschicht des inneren Integuments sind zum größten Teil mit einer schleimigen Substanz erfüllt, die die Reaktionen des „Zellu-

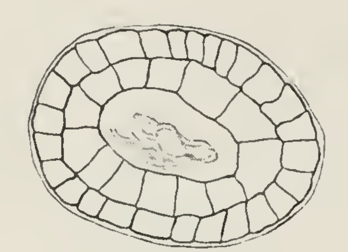


Fig. 38.

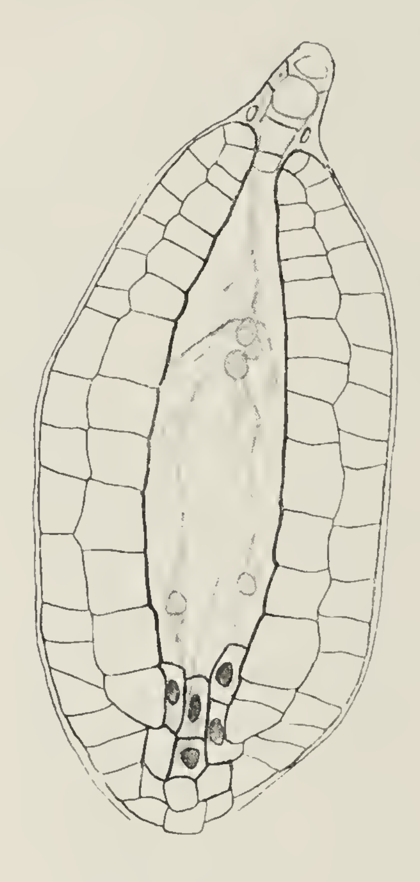


Fig. 39.

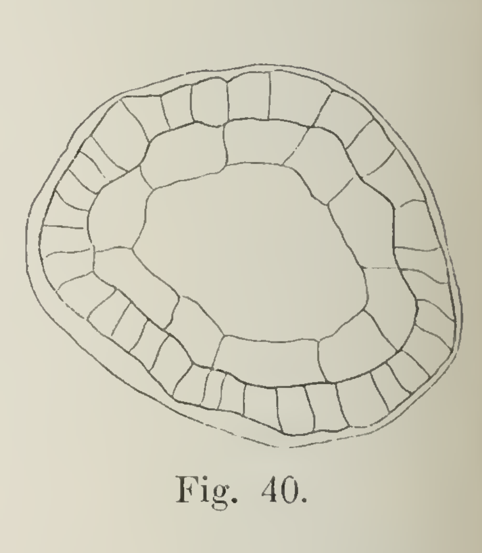


Fig. 40.

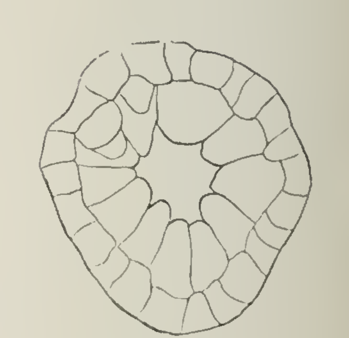


Fig. 41.

Fig. 38. Befruchtungsfähige Samenanlage. Querschnitt durch Nuzellarhöhle und inneres Integument. Vergr. ca. 150.
Fig. 39. Farmeria. Befruchtete Samenanlage. Vergr. ca. 150.
Fig. 40. Farmeria. Befruchtete Samenanlage. Querschnitt. Vergr. ca. 150.
Fig. 41. Farmeria. Samenanlage mit abgestorbenen Sexualzellen. Querschnitt durch die auswachsenden Zellen des inneren Integuments. Vergr. ca. 150.

loseschleims" zeigt. Stärke liegt in diesen Zellen hauptsächlich der inneren Zellwand an. — Die Fruchtknotenwand ist ganz stärkefrei. Die Embryonalentwicklung erfolgt genau wie bei den übrigen Podostemaceen. Die Entstehung des Doppelkerns in der großen Haustorialzelle (Taf. XIV, Fig. 66) konnte durch die Beobachtung einer Teilungsfigur festgestellt werden. Die Kernteilung verläuft in normaler Weise nur wird die Wand zwischen den Zellkernen nicht ausgebildet (Taf. XIV, Fig. 67). Nach der Befruchtung wächst die Samenanlage noch erheblich heran (Fig. 39 und 40) und es lassen sich jetzt nur noch Reste des Protoplasmas und der noch substanzärmer gewordenen Zellkerne nachweisen. — Auffallend viele Samenanlagen waren unbefruchtet und ihre Embryo-

säcke in Degeneration begriffen. In diesen Fällen wachsen die Zellen des inneren Integuments in den Hohlraum hinein (Fig. 41). Die den Hohlraum nach der Chalaza begrenzenden Zellen enthalten sehr große, sich tief färbende fast homogene Kerne und reichliches Protoplasma. Sie haben etwas verdickte Wände, sind aber noch nicht kutinisiert, wie zu dieser Zeit die entsprechenden Zellen der anderen Podostemaceen, aber auch nicht nachweisbar verholzt. — Reife Früchte konnte ich nicht auffinden. — Nach Willis bleiben die Samen im Fruchtknoten innerhalb der Spatha, wo sie unter Durchbrechung derselben auskeimen.

Allgemeiner Teil.

I. Vergleichende Embryologie der Podostemaceen.

Die Embryonalentwicklung der Podostemaceen scheint auf den ersten Blick eine recht gleichförmige zu sein, während sie sich in sehr wesentlichen Punkten von der der anderen Angiospermen unterscheidet. Im einzelnen ergeben sich aber in den untersuchten Formen mannigfache Unterschiede, so daß eine vergleichende Übersicht zugleich unter Berücksichtigung der für die Unterfamilie der Lacideae von Went gefundenen Resultate zu ihrem Verständnis beitragen dürfte. Die erste Entwicklung der Samenanlage ist in ihren wesentlichen Zügen schon von Warming erkannt und von Went für Oenone Imthurni genau beschrieben worden. Sie verläuft für alle Podostemaceen sehr ähnlich. Die erste Anlage der Samenanlage besteht aus einer zentralen Zellreihe, die von einer einschichtigen Hülle umgeben wird (Fig. 16). Durch eine hakenförmige Krümmung scheidet sich Raphe und Nuzellus (Fig. 28). An seiner Basis differenziert sich das äußere zwei- bis dreischichtige Integument (Fig. 17). Gleichzeitig treten nahe der Basis des jugendlichen Nuzellus etwas schräg verlaufende Teilungswände auf. Sie wölben sich hervor und differenzieren sich zu dem inneren Integument. — Ein deutlicher Unterschied macht sich hier in der zeitlichen Entwicklungsfolge zwischen den einzelnen Arten geltend. Während sich bei Lawia (Fig. 1) das innere Integument schon kurz nach der Anlage des äußeren bildet und nach der von Cario gegebenen Abbildung für Tristicha hypnoides ihre Bildung fast gleichzeitig erfolgt, hat bei Dicraea (Fig. 18) das äußere Integument schon fast den Gipfel des Nuzellus erreicht, ehe sich das innere Integument hervorwölbt und bei Hydrobrium (Fig. 30) hat sich das äußere Integument schon zur Mikropyle zusammengeschlossen, wenn das innere Integument sich noch nicht gebildet hat. Oenone Imthurni scheint nach Wents Dar-

stellung in diesem Verhalten zwischen Lawia und Dicraea zu stehen — Die oberste Zelle der zentralen Zellreihe des Nuzellus vergrößert sich jetzt stark unter gleichzeitiger Kernvergrößerung und Plasmaansammlung und wandelt sich so zur E. M. Z. um. Ihrem Wachstum in die Breite folgend, schwillt das vordere Ende des Nuzellus knopfförmig an (Fig. 19). Gleichzeitig teilen sich in dem darunter liegenden verschmälerten Teil des Nuzellus, der von dem jugendlichen inneren Integument umschlossen wird, die der E. M. Z. zunächstliegenden Zellen (Fig. 1 u. 18). Sie bilden die Wachstumszone des Nuzellus. — Jetzt wächst die Samenanlage erheblich in die Länge, wobei das äußere und das innere Integument und der Nuzellus stark gedehnt werden. Das innere Integument bleibt dabei stets unterhalb der knopfartigen Verdickung, so daß diese zwischen äußerem und innerem Integument liegen bleibt (Fig. 2 u. 31). — Das innere Integument ist schon sehr früh sowohl an seiner Innen- wie Außenseite mit einer deutlichen Cuticula überzogen, während Nuzellus und äußeres Integument keine nachweisbare Cuticula besitzen. — Die in der knopfförmigen Verdickung liegende stark vergrößerte E. M. Z. weist alle für eine solche charakteristischen Veränderungen auf: Zusammenziehung des Chromatin an einer Seite (Taf. XII, Fig. 21), Verdoppelung des Chromatinfadens (Taf. XII, Fig. 22), ebenso im Plasma eigentümlich lockenförmige Strukturen (Taf. XII, Fig. 22). Bei Lawia werden die Zellen der die E. M. Z. umgebenden Hülle an der Spitze früh degeneriert, so daß die E. M. Z. unmittelbar an das Gewebe des Funikulus anstößt (Fig. 2; Taf. XI, Fig. 1). Bei allen übrigen untersuchten Formen bleibt die Hülle bis nach der Befruchtung erhalten. — Größere Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Formen weist der verschmälerte Teil des Nuzellus auf. Bei Lawia dehnen sich die Zellen der zentralen Reihe und der umhüllenden Schichten gleichmäßig in die Länge und stehen in der fertigen Samenanlage zu 4 bis 5 übereinander (Fig. 2 u. 4).

Bei Podostemon dehnt sich stärker nur die oberste dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle, während die unteren bald im Wachstum stehen bleiben (Fig. 13). Bis zur Fertigstellung des Embryosackes resp. bis zum beendeten Größenwachstum der Samenanlage bleiben diese Zellen, deren Plasma mehr und mehr verschwindet, erhalten und lösen sich erst dann auf.

Bei Dicraea und Hydrobrium dehnt sich ausschließlich die oberste dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle sowohl der zentralen wie der umhüllenden Zellreihe (Fig. 20 und 31). Ehe aber noch das erste Längenwachstum der Samenanlage beendet ist, haben

sich die Wände dieser Zellen und der ihnen benachbarten aufgelöst (Fig. 32; Taf. XIV, Fig. 55) und die freigewordenen Protoplasten verschmelzen bald zu einer einheitlichen Protoplasmamasse (Fig. 34), in der die Zellkerne der aufgelösten Zellen enthalten sind. Sie erfüllt einen Hohlraum, der an der Seite begrenzt wird von der Cuticula des inneren Integuments, am oberen Ende von der E. M. Z. resp. der sie umgebenden Hülle, nach unten zu, also an der Chalaza, durch etwas langgestrekte Zellen mit ziemlich großen Kernen und reichlichem Protoplasma. Durch weiteres Wachstum der Samenanlage wird dieser Hohlraum in die Länge gestreckt. Dabei nimmt er bei Dicraea an Protoplasma erheblich ab und die Zellkerne werden chromatinärmer (Fig. 23), während bei Hydrobrium noch im reichlichen Protoplasma stark färbbare Kerne liegen, die sich in der Mitte des Hohlraumes zu einem Klumpen zusammenballen (Fig. 35; Taf. XIV, Fig. 60 u. 61). Oenone Imthurni und Mourera fluviatilis dürften sich nach Went's Darstellung im ganzen ebenso verhalten, wenn auch Went die Frage offen läßt, ob etwa mehrere übereinander liegende gedehnte Zellen bei der Bildung des Hohlraums mitwirken. —

Für die Teilung der E. M. Z. ist es charakteristisch, daß der fertige Embryosack kaum größer ist als die ursprüngliche E. M. Z. In allen Fällen teilt sich ihr Kern mit einer Spindel, die in der Richtung der Samenanlage steht (Taf. XI, Fig. 2 und Taf. XII, Fig. 23). Die Teilung ist eine heterotypische; nur für Lawia konnten die Chromosomenpaare mit einiger Sicherheit als 10 gezählt werden (Taf. XI, Fig. 2). Der obere der beiden sich bildenden Protoplasten verkleinert sich und rückt immer weiter an das Mikropylenende (Taf. XI, Fig. 3 und Taf. XII, Fig. 25), wo er sich schließlich zu einer Kappe umformt (Taf. XI, Fig. 4 und Taf. XII, Fig. 26). Diese ist recht umfangreich bei Lawia und späterhin von eigentümlicher Struktur. Sie ist wie von porenartigen verdünnten Stellen durchsetzt (Taf. XI, Fig. 7), die ihr auf dem Querschnitt ein zackiges Aussehen verleihen (Taf. XI, Fig. 10). Ziemlich groß ist diese Kappe noch bei Podostemon (Taf. XII, Fig. 30), etwas kleiner bei Farmeria (Taf. XIV, Fig. 63 u. 64), während sie bei Dicraea (Taf. XIII, Fig. 50) und besonders Hydrobrium (Taf. XIV, Fig. 59) ein im fertigen Embryosack noch gerade nachweisbares dunkel gefärbtes rundliches Gebilde darstellt. Oenone und Mourera verhalten sich nach Went hierin etwa wie Lawia. — In dieser Zelle kann nach Went eine weitere Kernteilung eintreten. Dementsprechend wurden bei Farmeria zwei Kappenzellen beobachtet, bei allen übrigen Arten jedoch niemals eine Kern- oder Zellteilung.

Bei allen Podostemaceen folgt eine weitere Teilung der unteren Zelle in gleicher Richtung (Taf. XI, Fig. 5, Taf. XII, Fig. 27 und Taf. XIV, Fig. 56). — Weiterhin treten nun nacheinander so viele Verschiedenheiten in den Teilungen und dem Verhalten der Kerne und Protoplasten auf, daß schließlich die fertigen Embryosäcke eigentlich für jede einzelne Art sehr charakteristisch, untereinander aber recht verschieden sind. — In dem weiteren Verhalten der beiden zuerst gebildeten Zellen steht Lawia und ebenso Oenone und Mourera im Gegensatz zu den übrigen Arten. Während bei jenen die untere Zelle sich sehr schnell verkleinert und nicht weiter teilungsfähig ist, geht sie bei den anderen Formen noch eine weitere Teilung ein. Während aber bei ersteren die obere Zelle noch zwei weitere Teilungen erfährt, teilt sie sich bei den letzteren nur noch einmal. Es wird nun der weitere Vergleich verschieden ausfallen, je nachdem man die aus dem zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. hervorgegangenen Kerne in allen Embryosäcken als identisch ansieht oder annimmt, daß die beiden Kerne in der letzteren Gruppe dem ersten weiteren Teilungsschritt des oberen Kernes der ersteren Gruppe entsprechen. — Im ersteren Falle können eigentlich nur die Glieder der ersten Gruppe unter sich verglichen werden, nämlich Lawia und die von Went untersuchten Lacideae, die sich nach ihm in dieser Beziehung alle gleich verhalten. Bei Lawia teilt sich der am Mikropylenende der Samenanlage gelegene Kern zuerst so, daß seine Spindel mehr oder weniger senkrecht zur Längsrichtung des Nuzellus steht (Taf. XI, Fig. 8 und 9). Eine Protoplastenabgrenzung findet nicht statt. Einer der Kerne wird dann weiter nach dem unteren Ende des Embryosackes hingeführt (Taf. XI, Fig. 10). Bei der folgenden zumeist gleichzeitigen Teilung dieser Kerne (Taf. XI, Fig. 11) scheinen die Kernspindeln stets mehr oder weniger senkrecht zueinander zu stehen, indem die des oberen Kernes senkrecht zur Längsachse des Embryosackes, die des unteren ihr parallel verläuft. Die so entstandenen Kerne liegen anfänglich frei im Protoplasma (Taf. XI, Fig. 12). Bei Mourera fluviatilis und vermutlich in gleicher Weise bei den übrigen von Went untersuchten Lacideae teilt sich der obere Kern stets mit einer Spindel in der Richtung der Längsachse der Samenanlage. Bei der folgenden Kernteilung stand, wie sich aus der Lage der Tochterkerne schließen läßt, gleichfalls die Spindel des oberen Kernes senkrecht zur Längsachse des Embryosackes, die untere ihr parallel. Während bei der ersten Kernteilung eine Trennung der Protoplasten nicht erfolgt, glaubt Went annehmen zu dürfen, daß beim zweiten Teilungsschritt der Kernteilung unmittelbar eine Teilung der

Protoplasten folgt. In dem nunmehr fertigen Embryosack liegen daher zwei Protoplasten nebeneinander an der Mikropyle und zwei darunter hintereinander gelagert. Von ihnen ist der obere ziemlich groß, der untere sehr klein mit kleinem Zellkern und enthält außerdem noch den letzten Rest des degenerierten Kernes vom zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. — Bei Lawia hingegen rücken von den vier anfänglich frei im Protoplasma liegenden Zellkernen drei an das Mikropylenende und erst jetzt findet eine Protoplastensonderung statt (Taf. XI, Fig. 13). Unterhalb der drei an der Mikropyle gelegenen Zellen liegt eine große vierte Zelle, welche außer einem normalen Kern gleichfalls den kleinen stark degenerierten Kern des zweiten Teilungsschrittes der E. M. Z. enthält. Zwischen dem Schicksal dieses Kernes bestehen also zwischen Lawia und den Lacideae keine Unterschiede. — Wie sich aus der weiteren Entwicklung ergibt, ist bei Lawia eine der drei am Mikropylenende gelegenen Zellen die Eizelle, so daß im Anschluß an die gewohnten Verhältnisse im normalen Embryosack die beiden anderen neben ihr liegenden Zellen als Synergiden anzusprechen sind, während der vierte der gleichen Kerntetrade angehörende Kern dann als oberer Embryosackkern zu bezeichnen wäre. — Bei den Wentschen Lacideae ist die Zelle, die unterhalb der beiden der Mikropyle anliegenden liegt, die Eizelle. So steht auch Went nicht an, diese beiden Zellen als Synergiden zu bezeichnen und dementsprechend den unter der Eizelle liegenden verkleinerten Kern als oberen Polkern anzusehen. — Sieht man dann, was zunächst liegt und auch von Went geschehen ist, den degenerierten Kern des Chalazaendes als nicht weiter geteilten Kern des Antipodenapparates an, so wird der Hauptunterschied zwischen den fertigen Embryosäcken von Lawia und der Lacideae darin liegen, daß sich das obere Ende des Embryosackes bei Lawia von dem eines normalen weder durch Bildung noch Anordnung unterscheidet, abgesehen vielleicht davon, daß eine etwas deutlichere Trennung der Protoplasten stattfindet, während bei den Lacideae sich hierin einige Abweichungen ergeben; nämlich in der Richtung der Spindel beim ersten Teilungsschritt der Kerntetrade, in der dem zweiten Teilungsschritt folgenden Protoplastenteilung, in der dadurch bedingten abweichenden Lagerung des Eikernes von dem Mikropylarende entfernt und schließlich in der starken Reduktion des darunter gelegenen oberen Polkernes. — Von der zweiten Gruppe in der Embryosackentwicklung der von uns untersuchten Arten, bei denen sich beide aus dem zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. hervorgegangenen Kerne teilen, und zwar je einmal, läßt nur Dicraea einen Vergleich mit denen der ersten Gruppe zu, wenn wir

diese Kerne als gleichwertig ansehen. — Dicraea zeigt gegenüber allen zur Untersuchung gelangten Podostemaceen die Besonderheit, daß zwischen diesen Kernen bereits eine Protoplasmateilung eintritt (Taf. XIII, Fig. 44). Bei ihr teilt sich der obere Kern genau wie bei den Lacideae mit einer der Längsrichtung des Embryosackes gleichlaufenden Spindel (Taf. XIII, Fig. 46), der aber auch hier sofort die Protoplastenteilung folgt (Taf. XIII, Fig. 47). Ohne weitere Teilung entwickelt sich aus dem unteren Kern der Eikern, während der obere, gleichfalls ungeteilt, als Synergide funktioniert (Taf. XIII, Fig. 48). — Aus der nicht mit dem oberen Kern synchron verlaufenden Teilung des kleineren unteren Kernes gehen zwei stark färbbare Kerne hervor, die sich mit getrennten Protoplasten umgeben (Taf. XIII, Fig. 50), oder wohl auch ungeteilt bleiben können.

Nach der für den „Antipodenapparat“ von Lawia und den Lacideae vorläufig gemachten Annahme wäre also der Unterschied zwischen Dicraea und ihnen der, daß der Antipodenapparat von Dicraea noch nicht ganz so weit zurückgebildet ist und noch den ersten Teilungsschritt eingeht. — Ein derartiger Vergleich unter Identifizierung des unteren, aus dem zweiten Teilungsschritt der E. M. Z. hervorgegangenen Kernes mit den übrigen Arten der zweiten Gruppe ist nicht möglich, denn hier geht aus dem unteren Kern der Eikern hervor. — Große Ähnlichkeit weisen aber diese Pflanzen mit den Embryosäcken der ersten Gruppe auf, wenn wir annehmen, daß der zur Bildung des Antipodenapparates führende Teilungsschritt hier ganz unterblieben ist. Nehmen wir das an, so verhalten sich die Kernteilung und Bildung des fertigen Embryosackes bei Podostemon genau entsprechend der der Lacideae, während zwischen Hydrobrium (wahrscheinlich auch zwischen Farmeria) und Lawia insofern Ähnlichkeiten bestehen, als keine unmittelbare Protoplastenteilung der Bildung der Kerntetrade folgt (Taf. XIV, Fig. 57) und gleichzeitig der Eikern nicht direkt unter den Synergiden liegt, sondern mehr oder weniger von ihnen umschlossen wird (Taf. XIV, Fig. 65) und so der Mikropyle näher rückt. Der untere Kern verkleinert sich wie bei den Lacideae, am stärksten bei Hydrobrium (Taf. XIV, Fig. 59).

Die befruchtungsfähige Samenanlage hat bei allen Podostemaceen einen sehr ähnlichen Bau. Nur Lawia unterscheidet sich von den übrigen dadurch, daß noch zur Zeit der Befruchtung die Zellwände des Nuzellus erhalten sind (Fig. 4), während bei Podostemon sie zu dieser Zeit aufgelöst werden und bei Hydrobrium, Dicraea, Farmeria und den Lacideae der Hohlraum zwischen den inneren Integumenten schon

früher gebildet worden ist. — Da aber kurz nach der Befruchtung auch bei Lawia die Zellen sich auflösen, handelt es sich wiederum nur um eine zeitliche Verschiebung des gleichen Prozesses, der bei Lawia erst in der fertig ausgebildeten Samenanlage nach der Befruchtung, bei Hydrobrium schon vor der Teilung der E. M. Z. einsetzt. — Das Verhalten der Stärke bei der Entwicklung der Samenanlagen wurde bei unserer Untersuchung näher berücksichtigt, weil, wie wir noch sehen werden, dadurch eine ökologische Deutung des ungewöhnlichen Baues der Samenanlage erleichtert wird. Verhält sich auch die Stärke in allen untersuchten Formen sehr ähnlich, lassen sich doch gewisse Unterschiede feststellen. Allen gemeinsam ist ihre reichliche Aufspeicherung im äußeren Integument der noch jugendlichen Samenanlage, während gleichzeitig auch Plazenta und Fruchtknotenwand mit ihr erfüllt sind. Aus dieser kann sie im Laufe der weiteren Entwicklung verschwinden, so bei Lawia, wobei zuerst eine Abnahme der Stärke am oberen Ende der Fruchtknotenwand und von außen nach innen stattfindet. In anderen Fällen kann sie aber noch in der Wand des reifen Fruchtknotens enthalten sein, so z. B. bei Farmeria. Nach dem äußeren Integument füllt sich sehr bald das innere Integument. Podestemon unterscheidet sich hierin etwas von den übrigen, indem das innere Integument bis ziemlich spät nur relativ wenige und sehr kleine Stärkekörner enthält. Dafür führt anfänglich die Zentralreihe des Nuzellus reichlich Stärke und später treten auch einige Stärkekörner in den umhüllenden Zellen auf. Vereinzelt kommt sonst nur noch Stärke im Nuzellus von Lawia vor, während bei den anderen Arten der Nuzellus stets stärkefrei bleibt. — Mit sehr auffallender Regelmäßigkeit findet sich bei allen untersuchten Formen eine stärkefreie Zone am Funikulus am Ansatz an die mit Stärke vollgepfropfte Plazenta neben dem oberen knopfförmigen Teil des Nuzellus. — Eine weitere stärkefreie Zone findet sich bei Lawia anfänglich in den der Chalaza zunächst liegenden Zellen, während bei den anderen Formen dies nur die Chalazazellen selbst oder höchstens bei Farmeria noch eine benachbarte Zellschicht ist. Bei Podostemon wurde etwas Stärke in der Nuzellarhülle, und bei Farmeria Stärke im Embryosack aufgefunden. — Sehr auffällig ist bei allen Podostemaceen die Cuticularisierung der Oberhaut des inneren Integuments, die sehr früh einsetzt; sehr bald sind auch die den Grund des Nuzellus einnehmenden Chalazazellen cuticularisiert. Auch bei ihnen tritt dieser Prozeß verschieden früh ein, am frühesten wohl bei Dicraea, bei der dann die Zellwände sich noch stärker verdicken, am spätesten bei Farmeria und Lawia, erst nach der Befruch-

tung. In allen Fällen, früher oder später, wird aber der Innenraum durch cuticularisierte Schichten von den übrigen Geweben der Samenanlage getrennt und steht nur noch mit dem Embryosack in Zusammenhang. Bei Lawia wird er anfänglich auch gegen diesen dadurch nach oben abgeschlossen, daß das innere Integument ziemlich dicht gegeneinander wächst und sich an dieser verengten Stelle noch verdickt. — Bei Farmeria enthalten die inneren Zellschichten des inneren Integuments große Schleimmassen. Auch bei den anderen Podostemaceen zeichnet sich das Protoplasma dieser Zellen durch stärkere Färbbarkeit aus. — Die Befruchtung konnte ich nur bei Lawia eingehender verfolgen. Überall scheint sich aber der Inhalt des Pollenschlauches zuerst in eine Zelle (Synergide) zu ergießen, die dann degeneriert. Ein männlicher Kern verschmilzt mit dem Eikern, der zweite bei Lawia mit dem unteren Kern des Embryosackes, der aus der Verschmelzung des kleineren degenerierten Kernes und des Embryosackkernes entstanden ist. Bei den übrigen konnte der zweite männliche Kern nicht aufgefunden werden. — Auch bei Mourera fluviatilis glaubt Went zwei generative und einen vegetativen Kern im Pollenschlauch feststellen zu können, die sich in eine der Synergiden ergießen. Nur ein generativer Kern dringt dann in das amöboide Fortsätze aussendende Ei. Ich habe solche Formveränderungen nicht beobachten können, indes liegt der Gedanke an Schrumpfungen im Fixierungsmittel nahe — Die befruchtete Eizelle zerdrückt bei ihrem Wachstum die übrigen Zellen des Embryosackes, ebenso wie die der Nuzellarhülle. Sie scheidet nach unten eine Zelle ab, aus der durch weitere Teilungen Embryoträger und Embryokugel entstehen. In der oberen Zelle findet schließlich eine Kernteilung statt, der eine Zellteilung nicht folgt. Die zweikernige Zelle, die bei allen Formen in gleicher Weise aufgefunden werden konnte, entsendet Fortsätze in den Funikulus und in das äußere Integument und funktioniert so augenscheinlich als Haustorium (Taf. XIII, Fig. 54). Der wachsende Embryo füllt die ganze vorgebildete Höhlung aus. Die Samenschale bildet sich aus den verdickten Zellen des inneren Integuments, während aus den äußeren Zellen des äußeren Integuments eine Schleimschicht gebildet wird. Nach Goebel erfolgt die Samenreife sehr rasch, nach Willis kaum 10 Tage nach der Anthese. Die reife Frucht ist nicht größer wie der Fruchtknoten, die Samen selbst kaum größer wie die reife Samenanlage.

II. Ökologische Deutung.

Man könnte sich nun vielleicht damit begnügen, die geschilderten Besonderheiten in der Embryonalentwicklung der Podostemaceen, ihre

Abweichungen von dem normalen Bau der Angiospermen-Samenanlage und wiederum die aufgefundenen Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Arten als Tatsachen hinzunehmen, deren Bedeutung nicht weiter feststellbar. Oder man könnte vielleicht noch an eine korrelative Beziehung zwischen der starken Reduktion des vegetativen Aufbaues und einer Reduktion in der generativen Sphäre denken. —

Dennoch schien es untersuchenswert, ob nicht diese Besonderheiten in gleicher Weise wie die des vegetativen Aufbaues als zweckentsprechende Anpassungen an die extremen Lebensbedingungen der Podostemaceen anzusehen sind. — Denn Befruchtung und Samenentwicklung verläuft unter Umständen, die nicht weniger von den normalen Lebensbedingungen abweichen, wie die der vegetativen Organe, allerdings in gerade entgegengesetzter Richtung. Die ganze Pflanze ist während ihres vegetativen Lebens stets von Wasser bedeckt. Ihr Bau ist dementsprechend auch der für Wasserpflanzen typische. Der völlige Mangel an Spaltöffnungen korrespondiert mit einer weitgehenden Reduktion des Leitungssystems. — Diese dem Leben im feuchten Medium angepaßte Pflanze wird nun beim Sinken des Wassers oft fast plötzlich der größten Trockenheit ausgesetzt. Schon in kurzer Zeit müssen die dem nackten Felsen anhaftenden Thallome, wenn auch vielfach mit dicken Zellwänden versehen, unter der Hitzewirkung der tropischen Sonne ausdörren. Zu dieser Zeit ist aber die Blüte eben erst entfaltet und jetzt erst findet die Befruchtung statt. — Die Samenentwicklung ist also die eines extremen Xerophyten. Etwas früher oder später, jedenfalls sehr bald, vermag der vegetative Teil kein Wasser und damit auch keine Nährstoffe mehr zu liefern. — Im Blütenstiel scheint außerdem für die Wasserleitung wenig Vorsorge getroffen zu sein. Denn wie schon Cario für Tristicha zeigt, werden die im Knospenzustand vorhandenen Gefäßanlagen bei der Streckung schnell zerstört. Es entsteht dort ein Interzellularraum, in dem dann die Reste der Gefäße, wie Willis (vgl. Taf. IX) richtig angibt, ähnlich wie im Interzellularraum des Maisgefäßbündels liegen. Auch Goebel I sah diese Interzellularen mit Luft gefüllt. — Nur spärliche Gefäßbündel verlaufen auch in der Plazenta, die nach der Samenanlage zu keine Auszweigungen besitzen, geschweige denn, daß sich Gefäßbündel, wie es sonst häufig der Fall ist, durch den Funikulus bis zur Chalazagegend hinzögen — Die Embryoentwicklung wird also nur dann ermöglicht sein, wenn erstens alle Nährstoffe, besonders auch Wasser dem sich entwickelnden Embryo lokal zur Verfügung stehen und er zweitens gegen Vertrocknung geschützt ist resp. die Gefahr der Vertrocknung durch sehr schnelle Reifung herabgesetzt

wird. — Wir wollen sehen, ob diesen Voraussetzungen durch den Bau der Samenanlage entsprochen wird. —

Ihre auffälligste Unregelmäßigkeit ist zweifellos der Hohlraum, welcher sich früher oder später unterhalb des E. S. durch Auflösung des Nuzellargewebes bildet und in den der Embryo kurz nach der Befruchtung hineinwächst. Zu dieser Zeit ist bei allen Podostemaceen der Hohlraum mit Flüssigkeit erfüllt und enthält keine oder kaum nennenswerte Reste von Protoplasma und Kernen. Von dem benachbarten Gewebe ist er völlig abgeschlossen, denn er wird begrenzt von den stark kutinisierten Innenwänden des inneren Integuments und durch die verkorkten Zellen an der Chalaza. Nur nach der Seite des sich entwickelnden Embryos ist er geöffnet. So stellt er für ihn ein ideales Wasserreservoir dar. Er scheint noch speziell gegen Wasserverlust dadurch geschützt zu sein, daß die benachbarten Zellen des inneren Integuments bei Farmeria deutlich Schleim enthalten, während die eigentümliche Farbstoffspeicherung dieser Zellen auch bei den anderen Arten auf eine Verschleimung des Protoplasmas hindeutet. — Die bei der Bildung des Hohlraumes auftretenden Verschiedenheiten dürften im Zusammenhang mit den übrigen Unterschieden in der Samenanlagenentwicklung gleichfalls vikologisch verständlich zu machen sein. Wie sich aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte ergab, findet die Bildung des Hohlraumes zu verschiedenen Zeiten der Embryonalentwicklung statt. Am spätesten bei Lawia, nämlich erst nach der Befruchtung. Hier werden die großen wasserspeichernden Zellen des Nuzellus anfänglich auch nach der Seite des Embryos hin durch Zusammenschließen der verkorkten Wände des inneren Integuments geschützt (Fig. 7). Dies dürfte im Zusammenhang stehen mit der frühzeitigen Auflösung der Nuzellarkappe des Embryosackes. Bei Podostemon wird der Nuzellus nicht mehr durch viele Zellteilungen gekammert und seine Auflösung erfolgt schon zur Zeit der Fertigstellung des E. S., noch früher bei Dicraea und Hydrobrium und wohl auch bei Farmeria und den Lacideae nach Went. Damit Hand in Hand geht die immer frühzeitigere Ausbildung der umschließenden Integumente. Bei dieser vor der Fertigstellung des Embryosackes stattfindenden Auflösung der Nuzellarzellen fallen nun Plasma und Zellkerne nicht sogleich der Auflösung anheim, sondern bleiben wie bei Dicraea bis zur Befruchtungszeit erhalten oder können sogar im extremen Fall, wie bei Hydrobrium, zu dieser Zeit noch zu einem Klumpen geballt im ziemlich dichten Plasma eingebettet liegen. Zum Verständnis dieser verschiedenen Modifikationen werden wir die Versorgung des sich entwickelnden Embryosackes mit Nährstoffen zu

untersuchen haben. — Im Normalfalle wird bei den Angiospermen der sich entwickelnde Embryosack durch den Nucellus von der Chalazaseite her ernährt. Bei Lawia läßt sich ein Gleiches aus der Verteilung der Stärke schließen. Während das äußere Integument mit großkörniger Stärke vollgepropft ist, fehlt sie oder tritt in Form der für Wanderstärke charakteristischen kleinen Stärkekörner in den für Nährstoffleitung wohl geeigneten langgestreckten Zellen des Nuzellus und rings um ihre Ansatzstellen an der Chalaza auf. Dennoch scheint nicht ausschließlich auf diese Weise die Ernährung zu erfolgen, denn unmittelbar neben dem sich entwickelnden Embryosack findet sich im Funikulus eine stärkefreie plasmareiche Zone, die auf einen Stoffverbrauch an dieser Stelle hinweist. Nur noch von hier aus erfolgt die Ernährung, wenn die Nuzellarzellen zu wasserspeichernden Zellen angeschwollen sind und durch die Verkorkung der Chalazaregion von dem Stoffaustausch mit den umgebenden Zellen abgeschnitten sind. Bei Podostemon ist die Ernährung durch den Nuzellus noch weiter beschränkt. Hier zeigt die große Mittelzellreihe des Nuzellus durch ihren hohen Stärkegehalt, daß sie für die Fortleitung der Kohlenhydrate weniger in Betracht kommt, ebenso sind auch schon die der Chalaza zunächst liegenden Zellen mit Stärke vollgepfropft, also nicht mehr an ihrer Fortleitung beteiligt. Da auch die Auflösung der Nuzellarzellen und der Abschluß der gebildeten Höhlung durch Cuticularisierung der Chalazaregion bald erfolgt, wird schon sehr früh der Hauptstrom der Ernährung durch die stärkefreie Stelle des Funikulus geleitet. — Wenn sich bei Dicraea und Hydrobrium schon in einer sehr frühen Entwicklungsstufe der Nuzellus auflöst, kann es nicht wundernehmen, daß der sich bildende Embryosack auch noch von der Höhlung her eine gewisse Nahrungszufuhr erfährt. Unzweifelhaft werden vom Embryosack die in ihrem Protoplasma und Kernen aufgespeicherten Stoffe verwendet. So kommt dann im ersten Anfang der Embryoentwicklung zu der Hauptfunktion der Wasserspeicherung mehr als Nebenfunktion die der Nährstoffspeicherung hinzu. — Noch einen Schritt weiter ist wohl die Entwicklung bei Farmeria gegangen, indem hier durch den ziemlich lange mit den Kernen der aufgelösten Zellen erfüllten Hohlraum auch die Leitung der Kohlenhydrate erfolgen dürfte. Das läßt sich wenigstens mit einiger Sicherheit aus dem Fehlen der Stärke an der Chalazaregion und dem langen Ausbleiben ihrer Verkorkung schließen. — Die Wasserspeicherung kann aber für Farmeria auch nicht die gleiche Bedeutung wie für alle übrigen untersuchten Podostemaceen besitzen, da Farmeria einerseits ausschließlich an schattigen Stellen vorkommt, andererseits die in der

Spatha eingeschlossenen Fruchtknoten einen viel stärkeren Transpirationsschutz genießen. — Im engsten Zusammenhang mit diesen Aufgaben des Hohlraums läßt auch die weitere Besonderheit der Podostemaceensamenanlage, nämlich die starke Reduktion in der Embryosackausbildung, ebenso wie die dabei auftretenden Modifikationen der einzelnen Arten eine ökologische Ausdeutung zu.

Die Rückbildung des Embryosackes gegenüber der normalen Angiospermensamenanlage erstreckt sich, ganz allgemein gesprochen, hauptsächlich auf den Antipodenapparat. Bei Lawia und den Lacideae unterbleibt die gewohnte Vierteilung des Kernes am Chalazaende des Embryosackes und dieser Kern degeneriert bald. Bei den übrigen Arten wird er überhaupt nicht mehr gebildet — Alle Untersuchungen, die sich mit der physiologischen Bedeutung des normalen Antipodenapparates befassen, scheinen darin übereinzustimmen, daß ihnen bei der primären Ernährung des Embryoapparates resp. des befruchteten Eies große Bedeutung zukommt. Es mag dahingestellt bleiben, ob es sich dabei im einzelnen um die Verarbeitung und Umwandlung der dem Embryosack zugeführten Stoffe oder unter Umständen um die Auflösung und Resorption des Nuzellus oder um eine spezielle Ausbildung und Wirkung als Haustorienzelle handelt. Auch ändert es an der ernährungsphysiologischen Bedeutung nichts, wenn, worauf Huss Wert legt, die oft enorme Größenentwicklung der Antipoden entwicklungsmechanisch durch ihre Lage oberhalb der Zuleitungsbahn des Embryosackes zu erklären ist. Denn schon in den ersten Stadien der Embryoentwicklung werden auch sie aufgelöst und ihr reicher protoplasmatischer Inhalt dient dem Embryosack als Nahrung. Die entwicklungsmechanische Deutung schließt keineswegs die ernährungsphysiologische aus. — Wenn nun bei den Podostemaceen die Ausbildung des Antipodenapparates sehr reduziert ist oder ganz nnterbleibt, so scheint daraus zu folgen, daß für ihn eine ernährungsphysiologische Aufgabe nicht mehr vorhanden ist. Dies steht mit der angenommenen Hauptfunktion des Hohlraumes als Wasserspeicher in bester Übereinstimmung. Eine Nahrungszufuhr zur Zeit der Befruchtung von der Chalazaseite kann nicht mehr erfolgen und die Ausbildung des Antipodenapparates daher unterbleiben. — Im einzelnen ergeben sich aber sogar noch weitergehende Beziehungen zwischen der Ausbildung des Embryosackes und des Nuzellarhohlraum. — Bei Lawia, wo der bis nach der Befruchtung erhaltene Nuzellus noch die größte Übereinstimmung mit der normalen Angiospermenanlage zeigt, bleibt der eine Antipodalkern bis zur Vierkernbildung des Eiapparates an der Chalaza erhalten (Taf. XI, Fig. 11). Er degeneriert

erst bei der Umformung des Nuzellus zum typischen Wassergewebe (Taf. XI, Fig. 12) und, indem er mit dem oberen Polkern und dem zweiten generativen Kern bei der Befruchtung verschmilzt, dient er als ganz rudimentäres Endosperm dem Embryo mit als erste Nahrung (Taf. XI, Fig. 15). Noch früher scheint er bei den Lacideae nach Went zu verschwinden. Wissen wir auch hier nichts Genaueres über die Entstehung des Hohlraumes, wird er jedenfalls früher wie bei Lawia gebildet. — Bei Podostemon, wo nur anfangs eine ganz geringe Nahrungszufuhr durch den Nuzellus erfolgt und zur Zeit der Befruchtung ein fast inhaltsleerer nuzellarer Hohlraum vorhanden ist, wird ein Antipodenapparat überhaupt nicht mehr gebildet. Aber auch der unmittelbar an dem Hohlraum liegende Polkern ist wenig entwickelt (Taf. XII, Fig. 30) und degeneriert sehr bald (Taf. XII, Fig. 32), wie es auch Went für den Polkern der Lacideae angibt. — Gut ausgebildet ist hingegen der Polkern bei Farmeria, da hier neben der Wasserspeicherung auch wieder eine geringe Ernährung des Embryo durch den Hohlraum hindurch erfolgen dürfte. — Sehr eigentümlich ist, wie wir sahen, der Embryosack bei Dicraea ausgebildet. Hier liegen von den vier Zellen des reifen Embryosackes zwei Protoplasten mit kleinen, stark chromatinhaltigen Kernen unmittelbar dem Nuzellarhohlraum an (Taf. XIII, Fig. 48 u. 50). So ähneln sie in ihrer Lage und Aussehen den Antipoden des normalen Embryosackes und es dürfte ihnen in der Tat eine entsprechende Funktion zuzuschreiben sein. Denn der sehr früh gebildete nuzellare Hohlraum enthält anfänglich reiches Protoplasma und Zellkerne, die unter Mitwirkung dieser antipodenartigen Kerne zur Ernährung des Eies mit verwendet werden.

Anfänglich reichlich Protoplasma enthält auch der Nuzellarhohlraum bei Hydrobrium, dennoch ist hier der Polkern nur ziemlich rudimentär entwickelt. Dafür finden wir aber ein ungewohntes Verhalten der Kerne der Zellen, die zur Bildung des Hohlraumes aufgelöst werden. Sie besitzen starken Chromatingehalt und treten zu einem dichten Klumpen in der Mitte des Hohlraumes zusammen, wo sie bis nach der Befruchtung erhalten bleiben. Somit liegt es nahe, ihnen die Funktion zuzuschreiben, bei der Ernährung des Eies und auch noch des ganz jugendlichen Embryos mitzuwirken. Da sie somit Antipodenfunktion haben, ist es angängig von ihnen als „Ersatzantipoden" zu sprechen (Wettstein), wobei aber nicht die Hauptfunktion des Hohlraumes als Wasserspeicher vergessen werden darf. —

Die Reduktion des Embryosackes wird noch weiter verständlich, wenn die Notwendigkeit der schnellen Embryoentwicklung mit berücksichtigt wird. In einer normalen Angiospermensamenanlage verläuft die Entwicklung

so, daß der Embryosack in den sich auflösenden Nuzellus hineinwächst und sich der Embryo in ihm fast stets unter Vermittlung des Endosperms ernährt. Zweifellos ist nun mit der Ausschaltung des Endosperms resp. des ganzen Embryosackes und seiner vermittelnden Tätigkeit ein Zeitgewinn gegeben. Ein solcher Zeitgewinn ist besonders deutlich in dem Fall, wo gleich Anfangs, wie bei Hydrobrium im Hohlraum reichlich Protoplasma vorhanden ist. Hier können schon die „Ersatzantipoden“ in Tätigkeit treten zu einer Zeit, wo erst die Teilungen in der Makrospore einsetzen. Indem so die Eizelle mehr oder weniger direkt vom Sporophyten ernährt wird, haben wir bei dem Podostemaceen, wenn man so will, die Endentwicklung des Phanerogamenstammes. Während in seinem Beginn die Ernährung im Archegonium durch die Vermittlung des wohlentwickelten Prothalliums erfolgt, wird dieses immer weiter reduziert, bis in der Angiospermensamenanlage die Ernährung durch die freien Zellen der Antipoden und des nach der Befruchtung sich entwickelnden Endosperms erfolgt. Bei den Podostemaceen werden Embryosack und Antipoden ausgeschaltet und das Ei sogleich nach seiner Bildung durch den Sporophyten ernährt. — Dieser direkten Ernährung ist auch die weitere Eigentümlichkeit der Podostemaceensamenanlage dienstbar, das Heraustreten des die Makrospore enthaltenden knopfförmigen Nuzellarteiles aus dem inneren Integument. Denn hierdurch wird sie in unmittelbare Berührung mit dem Funikulus gebracht, durch den, wie wir sahen, die Hauptternährung erfolgen muß. — Unmittelbar nach der Befruchtung wird dann die obere Zelle des jugendlichen Embryo zu einer typischen Haustorialzelle. Ihr reicher Protoplasmagehalt und die Vermehrung der Kernsubstanz durch eine Kernteilung, der eine Wandbildung nicht folgt, ist die charakteristische Struktur nahrungsvermittelnder Zellen. Es mag hierfür nur auf die häufig zwei Kerne enthaltenden Tapetenzellen der Antheren oder auf die zwei Kerne in den Suspensoren der Leguminosenembryonen (Guignard I) oder auf die vieler Antipoden hingewiesen werden. Die bald entstehenden zahlreichen fadenförmigen Auswüchse durchwachsen das ganze äußere Integument und den Funikulus. Auch durch diese „Embryonalhaustorien“ vermag ohne Vermittlung des Embryosackes der Embryo direkt dem Sporophyt seine Nahrung zu entnehmen. — Für diese direkte Ernährung steht in der in allen Blütenteilen und besonders in der dicken Plazenta aufgespeicherten Stärke reichliches Material zur Verfügung. Schon Willis weist darauf hin, daß „to this is to be ascribed the very great rapidity with wich the plant is able to open its flowers and to ripe its seeds“.

Aus unserer Erörterung dürfte unzweifelhaft folgen, daß sich wohl alle aufgefundenen Besonderheiten der Podostemaceensamenanlage unter dem Gesichtspunkt zweckentsprechender Anpassung an eine möglichst beschleunigte Samenentwicklung unter xerophytischen Lebensbedingungen verstehen lassen. — Übrigens dürften auch die für viele Podostemaceen charakteristischen zu zweien vereinten Pollenkörner als Anpassungen an diese extremen Bedingungen aufzufassen sein. — Da ihre Trennungswände stark getüpfelt sind und häufig nur ein Korn keimt, kann das Nahrungsmaterial des anderen, besonders aber sein Wassergehalt, mit bei dem Auskeimen in der ausdörrenden Sonne Verwendung finden. — Mag nun auch vielleicht bei Nachuntersuchungen am lebenden Material die eine oder andere Einzelheit in der ökologischen Ausdeutung der Samenanlage sich verschieben, kann doch als nachgewiesen gelten, daß der bekannten Organisation der vegetativen Sphäre der Podostemaceen, die mit den extremen Standortsbedingungen im Einklang steht, eine gleich zweckentsprechende Organisation der generativen Sphäre an die Seite zu stellen ist; und es kann ganz allgemein gefolgert werden, daß die generative Sphäre, falls die Lebensbedingungen es mit sich bringen, in nicht geringerem Grade veränderungsfähig ist, wie die vegetative, daß, mit anderen Worten, der von Nägeli geprägte scharfe Unterschied zwischen Organisations- und Anpassungsmerkmale der Organismen zu verschwimmen beginnt. Gewiß mag hinzukommen, daß auch in gewissem Sinne für die generative Sphäre Geltung hat, was Goebel von der vegetativen der Podostemaceen sagt: „Daß die große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Vegetationskörper nicht auf eine Anpassung sich zurückführen läßt, sondern darauf, daß an einem pflanzliche Mitbewerber und viele tierische Feinde ausschließenden Standort die durch den „Gestaltungstrieb“ entstandenen Formen sich größtenteils erhalten konnten.“ Dennoch geht Went viel zu weit, wenn er in Ablehnung des von Wettstein gebrauchten Ausdruckes „Ersatzantipode“ jede teleologische Ausdeutung der Podostemaceensamenanlage verwirft und meint: „Die einzig mögliche Erklärung im naturhistorischen Sinne muß eine kausalmechanische sein.“

Die Berechtigung anatomische Verhältnisse unter ihrer ökologischen resp. physiologischen Bedeutung für den Gesamtorganismus dem Verständnis näher zu bringen, dürfte kaum zu bestreiten sein, aber auch ebensowenig durch Vergleich, wie wir es taten, innerhalb einer Verwandtschaftsreihe die Stufen ihrer Entwicklung zu verfolgen. Damit ist natürlich nach keiner Richtung hin ausgesagt, durch welche Faktoren

diese Entwicklung ermöglicht wird und sicherlich kann unter Umständen, wie Went an einer anderen Stelle sagt „eine nützliche Eigenschaft gerade so gut ganz unabhängig von irgendeinem Vorteil für die Pflanze entstanden sein und dieser erst nachher in irgendeiner Weise genützt haben“. Aber selbst in diesem Falle ist es durchaus berechtigt, diesen Nutzen klar für die Pflanze hervorzuheben, denn nur dieser Vorteil ermöglicht vielleicht unter den gegebenen Bedingungen ihre Existenz. Ich würde nicht anstehen, dem wissenschaftlichen Sprachgebrauch folgend, diese vorteilhafte Organisation als „Anpassungsmerkmal“ zu bezeichnen. Denn als Anpassungsmerkmal ist zu bezeichnen das „Angepaßtsein“ der Ökologismus im Sinne Detto's und es wird damit nichts darüber ausgesagt, wie er zustande gekommen ist, über seine „Ökogenese.“ Ebensowenig natürlich ein Vergleich der Ökologismen und der Feststellung der wahrscheinlichen Stufen ihrer Entwicklung irgendetwas über die Art, in welcher die „Ökogonese“ zustande gekommen ist, aussagt. Damit wird die Berechtigung einer kausal-mechanischen Betrachtungsweise nicht geläugnet und es ist z. B. Went's Hinweis beachtenswert, daß in der Organisation der Podostemaceen die Tendenz zur Bildung lysigen entstehender Hohlräume gegeben ist. Das mag in der Tat die Entstehung der Ökologie der Samenanlage erleichtert haben. Widersprechen möchte ich aber, wenn er meint, „vielleicht wird sich also eine Erklärung finden lassen, wenn man die letztere Eigenschaft als gegeben nimmt und jetzt die lokalen Bedingungen in der Samenanlage in ihren Folgen auf die dort gelegenen Zellen studiert“ oder wenn er sagt, daß „die Einflüsse, welche bedingen, daß der Embryosack unter gewöhnlichem Verhalten zu einem so großen sackartigen Gebilde wird, hier auf andere Zellen wirken“. Warum vergrößert sich der Embryosack nicht, wie so sehr häufig, in den sich auflösenden Nuzellus hinein? Warum ist er so weitgehend anders gebildet und was bedeuten alle seine Modifikationen? Alles Fragen, die nicht der kausal-mechanischen aber wohl der ökologischen oder, wie sie Haberlandt nennt, der physiologisch-anatomischen Betrachtungsweise zugänglich sind.

III. Morphologische Deutung.

Die Samenanlagen der Podostemaceen unterscheiden sich in ihrer allgemeinen Ausbildung ebenso wie in ihren Besonderheiten wesentlich von den übrigen Angiospermen-Samenanlagen. Scheint so auch ihr Bau, den wir ökologisch verständlich machen konnten, im ersten Augenblick recht isoliert zu stehen, muß doch der Versuch unternommen werden, ihn zu der gewohnten Morphologie der Angiospermen-Samen-

anlage in Beziehung zu bringen. Auf diese Weise wird sich feststellen lassen, inwieweit wirklich die Samenanlage der Podostemaceen neuartige Bildungen enthält oder nur durch geringe Umformung die bekannten Merkmale der Angiospermen-Samenanlage ihren Zwecken dienstbar macht.

Als ökologisch äußerst wichtig wurde die Umhüllung der Nuzellarhöhle durch eine vom Wasser nur schwer passierbare Hülle angesehen. Sie kommt durch die Cuticularisierung des inneren Integuments und der Verkorkung der Chalazaregion zustande. — Daß das innere Integument schon frühzeitig eine starke Cuticula besitzt, wird von Ikeda für die Liliacaee Tricyrtis hirta und von Juel für Saxifraga granulata berichtet. Ein weiterer Fall scheint in der Literatur nicht beschrieben zu sein [1]), abgesehen von den gleich näher zu besprechenden Scrophulariaceen. Ist nun eine solche frühe Umhüllung des Nuzellus mit einer cuticularisierten Haut in der normalen Samenanlage wirklich so selten? Daß sie bisher bei der Darstellung der Samenanlage meist nicht erwähnt wurde, könnte einen guten Grund haben. Man ist ohne weiteres von der Ansicht ausgegangen, daß eine solche Cuticula immer nur die erste Andeutung für die Ausbildung der Samentegumente darstellt, also auch hierin „der Bau der Samenanlage mit dem fertigen Samen in Beziehung steht“. Da nun die Bedeutung der Samentegumente in der Ökologie des reifen Samens gesehen werden muß, in seiner Verbreitung, seiner Ruheperiode oder Keimung, wurden die sehr frühzeitig während der Embryonalentwicklung auftretenden Zellhautmodifikationen, besonders Cuticularbildungen, vernachlässigt. Nach ihrer ganzen Anordnung müssen sie aber für Embryosack und wachsenden Embryo von größter Bedeutung sein. Dabei kommt es dann erst in zweiter Linie darauf an, ob die Cuticula ausschließlich hierzu dient, oder, wie in vielen Fällen, späterhin bei der Ausbildung der Samenanlage mitwirkt. — Für die physiologische Wirkung ist es bedeutungslos, ob diese verkorkte, den Embryosack einhüllende Haut an den Integumenten gebildet wird oder außen am Nuzellus oder gar in seinem Innern. In der Tat wird für die Crassulaceen von Rombach die sehr frühzeitige Umhüllung des Nuzellus von einem dickwandigen und bleibenden, später stark lichtbrechenden Häutchen beschrieben. Diese ist, wie ich feststellen konnte, gleichfalls eine stark cuticularisierte Haut. — Obgleich nun diese Bildungen eine eingehendere monographische Behandlung erforden, mag im Vergleich zu den Podostemaceen auf einige typische

---

1) Auch die eingehende Zusammenstellung von Coulter und Chamberlain erwähnt nur Tricyrtis.

Fälle hingewiesen sein. Ein sehr auffälliges Beispiel bietet die die Innenseite des inneren Integuments bedeckende Cuticula bei den Cruziferen (Raphanus, Arabis). Sie ist schon sehr früh stark verdickt rings um den Nuzellus, der späterhin von dem wachsenden Embryosack erfüllt wird. Sie ist hingegen sehr dünn an der Nuzellusspitze, wo sich der junge Embryosack und bald die große Suspensorzelle befindet, die als Haustorium zu betrachten ist. Dies Verhalten ähnelt den Podostemaceen, bei denen der junge Embryosack und später die Haustorialzelle nicht von Cuticula umgeben sind, während der sich entwickelnde Embryo in die von dicker Cuticula umgebene Höhle hineingeführt wird. — Schon sehr früh mit Cuticula bedeckt ist die Innenseite des inneren Integuments bei vielen anderen Choripetalen, so bei Violaceen (Viola cornuta), Malvaceen (Lavatera), Leguminosen (Phaseolus), Geraniaceen (Pelargonium, Erodium), Saxifragaceen (Sedum maximum). Unter den Monokotylen mit gleichem Verhalten seien die Alismaceen (Butomus) erwähnt. Bei den Oxalideen ist die Innenseite des äußeren Integuments, wie auch Billings angibt, schon früh kutinisiert und umschließt sackartig den Nuzellus und das innere Integument, dessen Cuticula sehr dünn bleibt. Bei den Ranunculaceen (Delphinium consolida und Clematis) ist der Nuzellus sehr früh von einer dicken Cuticula umschlossen, die aber der Außenhaut des Nuzellus angehört. Osterwalder ist diese Cuticula auch bei Aconitum aufgefallen und Huss irrt, wenn er meint, daß dies selbstverständlich wäre und dafür Haberlandt anführt, der sagt, daß die Cuticula, aus der äußersten cutinreichsten Membranlamelle bestehend, als dünnes ununterbrochenes Häutchen die ganze Außenfläche der Epidermis überzieht und niemals fehlt. Die den Nuzellus der Ranunculaceen überziehende Cuticula ebenso wie die übrigen hier beschriebenen Cuticularbildungen heben sich stets von den übrigen Außenwänden der Samenanlagen in ihrer Ausbildung aufs schärfste ab. — Die Herkunft der den Embryosack an der Mikropyle umhüllenden Cuticula bei den Umbelliferen (Foeniculum capillaceum) soll vorläufig dahingestellt bleiben. — Für das einzige meist dicke Integument der Sympetalen ist eine besondere Ausbildung der Innenepidermis, die nach der frühzeitigen Auflösung des Nuzellargewebes meist direkt an den Embryosack anstößt, vielfach beschrieben worden. Besonders die eingehenden Arbeiten der Schüler Goebel's haben über ihre tafelartigen, plasmareichen Zellen, auch Tapeten genannt, berichtet, die von Goebel als „Epithel“ bezeichnet werden. Dies Epithel ist nicht auf die Sympetalen beschränkt, sondern tritt auch bei einigen Choripetalen, wie Geraniaceen und Linaceen, auf. Bei den Scrophulariaceen

Digitalis, Linaria und Scrophularia hatte aber schon Balicka-Iwanowska erwähnt, daß der Embryosack von einer Cuticula bedeckt ist, die die Mikropyle, wo auch die Tapete nicht mehr gebildet wird, frei läßt. Schmid stellt dann die Verbreitung dieser Cuticula bei allen Scrophulariaceen fest und ihre Ausbildung in sehr jugendlichen Entwicklungsstadien. Sie erfährt noch eine spezielle Bestätigung für Euphrasia durch Wurdinger. — Bei allen übrigen untersuchten epithelbesitzenden Sympetalen wird aber die Cuticula weder von Balicka-Iwanowska, noch von Billings in ihren sonst so gründlichen Untersuchungen erwähnt, ebensowenig, soweit ich sehe, in den anderen die Embryologie dieser Familien behandelnden Arbeiten, von denen nur als neueste die über die Kompositen von Lavialle angeführt sein mag. — In allen von mir untersuchten Fällen ist das Epithel schon sehr früh von einer oft dicken Cuticula bedeckt. Als sehr demonstratives Beispiel sei auf die Campanulaceen hingewiesen (Campanula rotundifolia), wo in Schwefelsäure die schlauchförmige, den ganzen Embryosack umgebende Cuticula sich scharf abhebt und nur nach der Mikropyle zu an Dicke abnimmt. Eine sehr deutliche Cuticula an der Integumentinnenwand besitzen weiter die Dipsaceen (Scabiosa), Compositen (Chrysanthemum indicum, Achillea ptarmica), Plumbaginaceen (Armeria), Globulariaceen (Globularia cordifolia). In allen Fällen ist nur der eigentliche Embryosack umgeben, während etwa vorhandene Haustorien stets von der dicken Haut frei bleiben. Diese Beispiele zeigen zur Genüge, daß die frühzeitige Ausbildung einer Cuticularhülle um den Nuzellus resp. Embryosack eine weit verbreitete Erscheinung bei den Angiospermen ist. Wenn also diese Cuticula, die als physiologische Einheit vielleicht einen eigenen Namen, etwa Embryodermis, verdient, keine Besonderheit der Podostemaceen-Samenanlage darstellt, dürfte auch eine scharfe Grenze zwischen ihren Funktionen nicht zu ziehen sein. Können auch die Einzelheiten ihrer Bedeutung in der normalen Angiospermen-Samenanlage hier nicht untersucht werden, dürften sie doch im allgemeinen die gleichen sein, wie sie sonst die im Innern von Geweben auftretenden verkorkten Schichten besitzen, nämlich gegenüber der gewöhnlichen Zellulose, neben größerem mechanischem Widerstand, besonders eine Stoffe schwer passierbare Scheide zu bilden. Nehmen wir dies als gegeben an, so liegt die Deutung nahe. Es sollen die dem Embryosack zugeleiteten und dort besonders im Endosperm verarbeiteten Nährstoffe von der Abwanderung in die umhüllenden Teile der Samenanlage geschützt werden, ganz ebenso wie bei den Podostemaceen hauptsächlich der wichtigste Nährstoff, das Wasser, geschützt wird.

Da nun vielfach die Cuticula die Außenwand des „Epithels" ist, wird noch ganz kurz auf dessen Bedeutung einzugehen sein. Balicka-Iwanowska weist ihm eine fermentative Tätigkeit zu, indem es einerseits dazu dienen soll, das zur Ernährung der wachsenden Makrospore verwendete Gewebe einzuschmelzen, andererseits Baustoffe in sie überzuführen. „Elles entourent les parties en voi d'accroissement rapide ayant par consequent besoin d'une nutrition active." Billings und Goebel II schließen sich dieser Meinung an, wenn auch letzterer hervorhebt, daß diese Funktion bisher nur aus äußerlichen Betrachtungen erschlossen werden kann. Guignard legt auf die verdauende Bedeutung Wert. Ed. Schmid, indem er sich auf das Vorkommen der Cuticula bei den Scrophulariaceen stützt, meint, daß eine solche Cuticularisierung nur eine Hemmung ihrer vermeintlichen Funktion als eine die Makrospore ernährende Schicht sein würde. Er kann daher in der besonderen Gestaltung der Tapetenschicht keine ernährungsphysiologische Bedeutung weder zum Embryosack noch zum Endosperm erblicken. Andererseits glaubt er aber auch, die verdauende Tätigkeit des Tapetums ablehnen zu müssen, er betrachtet es vielmehr als embryonales Gewebe, mit ausgeprägt interkalarem Wachstum, das geeignet ist, dem Wachstum der Samenanlage zu folgen. Die meist dicke Cuticula der Scrophulariaceen führt Schmid dazu, auf die von Hegelmaier für das Kompositenepithel geäußerte Ansicht zurückzugreifen. Hegelmaier will diese Schicht als ein Schutzmittel für das zarte Endosperm auffassen. „Es sei zwar schwierig", meint er, „eine ganz bestimmte Vorstellung von der Art der schädlichen Einflüsse, welche fern zu halten sind, und damit auch von der eventuellen Wirkung der Schutzrichtung zu gewinnen, eher als an die Abhaltung eines mechanischen Druckes ist an die chemischen Schädlichkeiten vonseiten des verschleimenden Gewebes zu denken." So meint auch Wurdinger, daß es wirklich schwer sei, einzusehen, wozu das Endosperm eines Schutzes bedarf. — Obgleich nun die von Hegelmaier angenommene Schutzwirkung eine ganz andere, wie die von uns erörterte, zeigt doch der von ihm gewählte Name Endodermis, daß auch ihm die Ähnlichkeit mit der Wurzelendodermis aufgefallen ist. — Es dürfte somit das Epithel nur als ein Spezialfall der weit verbreiteten Embryodermis aufzufassen sein und eine nahrungszuleitende Funktion jedenfalls nicht besitzen. Im Gegenteil scheint gerade dort, wo eine sehr typische Embryodermis oft mit Epithelausbildung den Embryosack umgibt, korrelativ die Ausbildung der Haustorien gefördert zu sein. Die Haustorien müssen dem Endosperm Nahrung herbeischaffen, welcher die Embryo-

dermis, ebenso wie sie ihren Austritt hindern soll, ihren seitlichen Zutritt erschweren muß. Es steht somit die Embryodermis der Podostemaceen in ihrer Morphologie und Funktion keineswegs isoliert da, sondern besitzt Analoga zu zahlreichen anderen Angiospermen. Der Unterschied zwischen ihr und diesen liegt nur darin, daß sie bei den Podostemaceen ganz besonders frühzeitig angelegt wird. — Ehe noch die Befruchtung stattgefunden hat, beginnt sich das ganze innere Integument zur festen Samenschale umzuformen, also nur gleichfalls verfrüht ein für die übrigen Angiospermen häufiger Vorgang. —

Zum völligen Abschluß der Nuzellarhöhle verkorken bei den Podostemaceen die an der Chalaza zwischen den Ansatzstellen des inneren Integuments gelegenen Zellen. Es ist nun schon lange bekannt, daß sich bei sehr vielen Angiospermen unterhalb der Chalaza Zellen vorfinden, die sich durch starke Lichtbrechung und oft gelbliche Färbung ihrer Membran auszeichnen. Sie sind oft unregelmäßig verdickt, zeigen meist deutliche Holzreaktion und sind gegen Säurewirkung resistent. Diese Zellregion ist von van Tieghem ausführlich bearbeitet worden und hat den Namen Hypostase erhalten. Ihre Bedeutung sieht van Tieghem darin, daß sie dem wachsenden Embryosack ein unüberwindliches Hindernis entgegensetzt, gegen die Basis der Samenanlage vorzudringen. Da sie ganz unverdaulich ist, bildet sie zumeist die allein bei der Samenreife bestehenbleibende Basis des Nuzellus. — Diese Deutung vermag aber einer unbefangenen Beobachtung nicht stand zu halten. Schon Modilewsky meint, daß ihr wahrscheinlich eine ganz andere Rolle zuzuschreiben ist. Ich möchte nach ihrer ganzen Anordnung nicht anstehen, in ihr der Nahrungszufuhr dienende Zellen zu sehen, wie es wohl auch Huss für die Ranunculaceen annimmt. Das ist in manchen Fällen deutlich aus ihrer Anordnung zu erkennen. Bei den Umbelliferen z. B. bilden sie eine direkte Verbindung langgestreckter Zellen zwischen dem Leitungsgewebe des Funikulus und dem Embryosack. Sie werden nicht aufgelöst, sie sind unverdaulich, weil es von größter Wichtigkeit ist, daß die Verbindung zwischen dem leitenden Gewebe des Funikulus und dem Embryosack nicht durch absterbende Zellen gestört werde. Erst beim Aufhören der Leitung nach Ausbildung der Samenschale gehen sie zugrunde und werden dann vielfach selbst verkorkt und zu einem Teil derselben umgebildet, wie es z. B. für Saxifraga granulata von Juel beschrieben worden ist. — Bei den Podostemaceen dienen diese Zellen nur sehr kurze Zeit der Leitung und meist noch vor der Befruchtung sterben sie ab, werden verkorkt und bilden dann einen Teil der Höhlenwandung. Sie ähneln somit

durchaus den homologen Zellen der gewohnten Angiospermenanlage, nur durchlaufen sie ihre Entwicklung viel rascher und erreichen viel frühzeitiger ihre endgültige Ausbildung.

Auch die Auflösung des Nuzellargewebes und seine Umwandlung in einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum läßt sich leicht zu bekannten Erscheinungen in Beziehung setzen. Die Auflösung des Nuzellus durch den wachsenden Embryosack dürfte als die gewöhnliche Art der Ernährung anzusehen sein und gar nicht selten schon vor der Befruchtung, wie z. B. bei den Kompositen, stößt der Embryosack direkt an das innere Integument an. Auch das anfängliche oder dauernde Erhalten einer Kappe an der Mikropyle kommt häufig vor, wofür als ein sehr typisches Beispiel auf die stark verdickten Zellen der Crassulaceen (Hubert und Rombach) hingewiesen sein mag. Nur in recht wenigen Fällen bleibt ein größerer oder geringerer Teil des Nuzellusgewebes bis zur Samenreife erhalten und dient dann fast stets, indem er sich mit Reservestoffen füllt, als Nährgewebe des keimenden Samens (Perisperm). Juel weist nun mit Recht darauf hin, daß eigentlich kein prinzipieller Unterschied besteht zwischen der Ausbildung des Nährgewebes im Nuzellus für den Embryo im keimenden Samen und für den sich bildenden Embryo. Er spricht in diesem Sinne von einem transitorischen Perisperm bei Saxifraga und vermutet, daß es bei vielen Angiospermen vorkommt. — Die Auflösung des Nuzellus der Podostemaceen ist also wiederum nur ein spezieller Fall einer verbreiteten Erscheinung. Hier wird ein Wachstum des Embryosackes nicht abgewartet, sondern der Nuzellus löst sich zumeist in einem sehr frühen Stadium der Samenentwicklung selbständig auf. Beide Prozesse sind, wie Rombach sagt, voneinander unabhängig geworden. Wiederum tritt also ein gewohnter Vorgang in einem verfrühten Stadium der Entwicklung, die Auflösung des Nuzellus vor dem Auswachsen des Embryosackes, auf, das dann ganz unterbleibt. Der Hinweis von Rombach ist beachtenswert, daß bei den wegen anderer Umstände in die Verwandtschaft der Podostemaceen gesetzten Crassulaceen das Nuzellusgewebe schon sehr frühzeitig einen sehr lockeren Bau besitzt. — Bei Lawia speichert der Nuzellus für den wachsenden Embryo in seinen Zellen besonders den wichtigsten Nährstoff, das Wasser, und bildet so ein transitorisches Perisperm, bei den übrigen Podostemaceen löst er sich noch früher auf und an seine Stelle tritt der Wasser und bis zu einem gewissen Grade auch andere Nährsubstanzen speichernde Hohlraum. Bis zu dieser Zeit findet genau in gleicher Weise, wie bei den anderen Angiospermen, durch die langgestreckten Zellen des Nu-

zellus die Leitung des Nährmaterials resp. Speicherung von Stärke, wie bei Podostemon, statt. — Die Samenanlage enthält aber noch außerdem in den meisten anderen Zellen reichliche Stärke und das Nährmaterial, das den Samenanlagen im allgemeinen erst im Laufe der Entwicklung langsam zugeführt wird, ist hier schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium abgelagert. So erfolgt auch nur kurze Zeit die Zuleitung der Nährstoffe zum Embryosack vom Nuzellus her. Unmittelbar nach der Befruchtung bildet sich die Haustorialzelle des Embryo und nunmehr werden die Nährstoffe von der Mikropylarseite her zugeleitet. — Es bedarf kaum des Hinweises, wie verbreitet diese Art der Embryonalernährung ist und wie sie an den mannigfaltigsten Stellen in der Angiospermenreihe auftritt. Hierher gehören besonders alle diejenigen Fälle, in denen Mikropylarhaustorien des Embryosackes gebildet werden. Sehr ähnlich dem von Merz für Utricularia beschriebenen Nährgewebe an der Basis des Funikulus, finden wir auch bei den Podostemaceen an der gleichen Stelle ein Zellgewebe, das sich als nahrungsvermittelndes deutlich zu erkennen gibt. —

Um das abweichende Verhalten der Embryosackentwicklung der Podostemaceen einer morphologischen Deutung zu unterziehen, muß man sich die beiden Hauptpunkte der normalen Entwicklung des Angiospermen-Embryosackes vergegenwärtigen. 1. Die E. M. Z. teilt sich in vier Makrosporen, wobei in einer heterotypischen und folgenden homoïotypischen Teilung die Chromosomenzahl reduziert wird. 2. Nur eine dieser Makrosporen entwickelt sich weiter und aus ihr werden durch dreimalige Teilung zwei polar an der Mikropyle und an der Chalaza angeordnete Vierergruppen von Kernen gebildet. — Aus ihnen differenziert sich 1. die an der Mikropyle gelegene zum Eiapparat, bestehend aus der Eizelle und den beiden Synergiden, 2. die an der Chalaza zu dem aus drei Energiden bestehenden Antipodenapparat, 3. die zwischen beiden Kerngruppen gelegenen Polkerne, von denen einer der Mikropylen-, der andere der Chalaza-Vierergruppe entstammt und die schon vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern verschmelzen können. — Dieser typische Entwicklungsgang der ganzen Gruppe der Angiospermen ist so regelmäßig, daß die wenigen bisher bekannt gewordenen Fälle eines atypischen Entwicklungsganges um so mehr auffallen. Sie sind in den letzten Jahren verschiedentlich zusammengestellt worden[1]), so daß hier nur auf die im Vergleich zu

---

1) Coulter and Chamberlain, Ernst II, Mc Allister, Went II, Smith, Brown and Sharp.

den Podostemaceen interessierenden Fälle hingewiesen werden braucht. — Die Makrosporenbildung braucht von der Teilung im Embryosack nicht scharf geschieden zu sein. Es braucht der Embryosackbildung nur ein Teilungsschritt voranzugehen, oder die E. M. Z. kann sich direkt zum Embryosack umwandeln. In diesen Fällen finden also die Reduktionsteilungen teilweise oder ganz während der Embryosackbildung statt. Daß nun wirklich die vier Makrosporen zur Bildung eines Embryosacks zusammentreten können, ergibt sich neben anderen Beispielen aus den Beobachtungen von Mc Allister an Smilacina, wo die ursprünglich durch typische Tetradenbildung entstandenen Makrosporen nach Auflösung ihrer Wände und folgender Zweiteilung einen normalen Embryosack zu bilden imstande sind. Bei Epipactis kann nach Brown und Sharp sowohl ein normaler Embryosack aus einer Makrospore gebildet werden, wie in anderen Fällen aus zwei ursprünglich getrennten Makrosporen. Unter den untersuchten Podostemaceen wird bei Lawia, ebenso wie bei den von Went untersuchten Lacideae von der Tochterzelle der E. M. Z. durch einen weiteren Teilungsschritt nach der Chalaza zu eine Zelle abgeschieden. Da sie bei den Lacideae sehr schnell degeneriert, konnte Went nicht entscheiden, ob sie, wie er vermutet, dem chalazalen Teil des normalen Embryosacks homolog zu setzen ist oder eine durch eine weitere Tetradenteilung entstandene Makrospore darstellt. Smith will nur letztere Möglichkeit gelten lassen. Bei Lawia, wo dieser Kern noch im fertigen Embryosack vorhanden ist und späterhin mit dem oberen Polkern fusioniert, dürfte es unzweifelhaft sein, daß es sich entsprechend Went's Vermutung wirklich um den nicht weiter geteilten Kern des Antipodenapparats handelt. — Entsprechende Fälle, in denen die Bildung des Antipodenapparats auf dem Einzellenstadium stehen bleibt, sind von einigen anderen Pflanzen bekannt. Von der Balanophoree Helosis (Chodat und Bernard) bei der der Kern sehr frühzeitig degeneriert und von der Alismacee Limnocharis (Hall), bei der er sich zu einem einkernigen haustorienartigen Gebilde umwandelt. Nicht ohne Analoga ist aber auch der Fall, daß überhaupt die ganze Bildung des Antipodenapparats ausfällt und nur der obere Teil eines normalen Embryosacks gebildet wird. Dies ist dann anzunehmen, wenn im übrigen die Umwandlung der mikropylaren Vierergruppe normal verläuft und insbesondere der Eikern der Schwesterkern des nach der Chalaza zu gelegenen, also des einen Polkerns ist. So ist es bei Cypripedium (Pace) und bei Oenothera (Geerts) und anderen Onagraceen (Modilewsky) und der Campanulaceae Clintonia (Smith) gefunden worden. Das Gleiche gilt

nach unserer Beobachtung für Podostemon, Hydrobrium und Farmeria. Nur unterscheiden sie sich von den Onagraceen und Clintonia dadurch, daß bei diesen drei früher oder später degenerierende Makrosporen am Chalazaende liegen, denen dort sicherlich im gewissen Sinne eine Antipodenfunktion zufällt. — Ganz ohne Analogon scheint hingegen der Fall von Dicraea zu sein, bei der die Eizelle die Schwesterzelle der an der Mikropyle gelegenen Zelle, also einer einzigen Synergide ist, während sich zwei weitere Kerne an der Chalaza entwickeln. Hier kann man mit gleichem Recht sagen, der mikropylare und chalazale Teil des Embryosacks sind beide auf dem Zweizellenstadium stehen geblieben und das Ei ist nur durch eine Teilung des Mikropylenkerns des zweikernigen Sackes hervorgegangen oder aber auch: hier wird, wie bei Podostemon, Hydrobrium und Farmeria nur der Eiapparat gebildet, aber ein vom Normalen abweichender Kern der Vierergruppe wandelt sich zum Eikern um oder aber schließlich auch hier wird der gewohnte Kern zum Eikern, nur daß die Anordnung der Kerne um 180° gedreht ist.

Indem man aber diese Möglichkeiten erwägt, wird man ganz unwillkürlich dazu geführt, die Berechtigung einer solchen Fragestellung zu prüfen. Kann denn überhaupt eine so weitgehende morphologische Unterscheidung der im Embryosack vorhandenen Energiden vorgenommen werden? Die Voraussetzung einer solchen Unterscheidung scheint die Annahme, daß in der E. M. Z. resp. in der Makrospore eine ganze bestimmte Kernteilungsfolge vorgezeichnet ist und aus diesen Kernteilungen ganz oder zum Teil ungleichwertige Energiden hervorgehen. Die Regelmäßigkeit der Embryosackentwicklung in der ganzen Angiospermenreihe gibt dieser Anschauung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, andererseits haben wir schon gehört, daß in der gleichen Pflanze zur Ausbildung eines normalen Embryosackes manchmal eine, manchmal mehrere Makrosporen verwendet werden können, also die Zellteilungsfolge resp. die Differenzierung der entstehenden Energiden nicht genau vorher bestimmt ist. Auch wissen wir von Rosenberg, daß in dem apogamen Embryosack von Taraxacum irgendeine Zelle des Somatophyten, also sogar unreduzierte Kerne, zum normal gestalteten Embryosack auswachsen können. Dennoch kann ich Brown und Sharp darin nicht folgen, die hieraus schließen wollen, daß überhaupt nicht von einer Spezialisierung der Kerne im Embryosack gesprochen werden kann und besonders nicht von einer morphologischen Bewertung der einzelnen Energiden. — Der Embryosack ist ein Organ der Pflanze wie jedes andere. Auch ein Drüsenhaar kann aus einer

ganz bestimmten Anzahl von Zellen bestehen, die unter sich wiederum genau spezialisiert sind. Dennoch kann das Haar aus irgendeiner beliebigen peripher gelegenen Zelle gebildet werden, sei es aus der Epidermis, sei es aus einem tiefer gelegenen Gewebeteil, falls dieses nur meristematisch genug ist, sich regenerativ zu einer Epidermis umzubilden. Und wie wir die einzelnen Teile unterscheiden können, die aus einer bestimmten Zellteilungsfolge hervorgegangen sind, kann auch bei der morphologischen Ausgestaltung der Makrosporenteilung von der Wertigkeit der Energiden des fertigen Embryosackes und den dazu führenden Kernteilungen gesprochen werden. — Besteht nun aber wirklich eine solche morphologische Wertigkeit der einzelnen Zellelemente des Embryosackes? Diese Frage wird ohne weiteres bejaht von einer Reihe von Forschern, die eine Homologisierung der Elemente mit den in den Makrosporen der Gymnospermen auftretenden morphologischen Differenzierungen vorgenommen haben. Als ein Beispiel soll hier nur auf die geistreiche Hypothese von Porsch hingewiesen werden, der in den beiden Vierergruppen des normalen Embryosackes zwei Archegonien sieht. Von den an der Mikropyle gelegenen setzt er die Synergiden gleich den Halszellen eines einfachen Gymnospermenarchegoniums, während er dem Polkern dem Bauchkanalkern gleich setzt. Dieser soll aber als reduzierter Eikern betrachtet werden, da es in der Tat bekannt ist, daß er zuweilen, z. B. bei Thuja, befruchtet werden kann und einen kleinen Gewebekörper hervorbringt. Dieser wird dem aus der doppelten Befruchtung hervorgegangenen Endosperm an die Seite gestellt. Das untere Archegon soll durch Überernährung vegetativ werden und sich so zu den Antipoden umbilden. Diese Theorie hat vielfach Anklang gefunden, zumal sich durch sie auch die atypischen Embryosäcke erklären lassen. Beim Fehlen des Antipodenapparates wird die Bildung von nur einem Archegonium angenommen. In der Bildung der vielkernigen Embryosäcke wird die Bildung überzähliger Archegonien gesehen, da sich hier, wie besonders bei Euphorbia von Modilewsky II gezeigt wurde, Kerntetraden polar anordnen. — Sicherlich lassen sich nun aber diese Fälle auch anders deuten. Bei dem vielkernigen Embryosack unterbleibt die normale Teilung der E. M. Z. und es ist leicht verständlich, wie verschiedene Makrosporen sich zu einem großen vereinigten Embryosack ausbilden. — Die Entstehung der reduzierten Embryosäcke sehen wir deutlich in der Reihe der Podostemaceen, wobei bei Lawia und den Lacideae der für den Antipodenapparat bestimmte Kern noch gebildet wird, während er bei den anderen gar nicht mehr zur Ausbildung ge-

langt. Sind wir auch hier der Ansicht, daß die Rückbildung stattfindet, weil eine Ausbildung der Antipoden physiologisch nutzlos wäre, ließe sich auch hier solange die Fiktion eines einzigen Archegoniums aufrecht erhalten, als wirklich, worauf Porsch großen Wert legt, bisher stets zwei „Halszellen“ aufgefunden wurden. Nun zeigt uns Dicraea, daß dies keineswegs notwendig zu sein braucht, sondern auch einmal eine Vierergruppe im Embryosack gebildet werden kann, bei der Eikern und Synergidenkern Schwesterkerne sind.

Ich glaube, daß gerade durch das Beispiel von Dicraea klar gezeigt wird, wie wenig eigentlich mit dem Homologisieren des Angiospermen-Embryosacks erreicht wird. Die Brücke, die Porsch von den Gymnospermen zu den Angiospermen über Ephedra baut, scheint recht locker gefügt zu sein. Nach wie vor fehlt das wesentlichste Bindeglied, nämlich das Verschwinden des Prothalliums. Es würde die Gleichsetzung des Antipodenapparates mit einem zweiten Archegonium wohl erst dann berechtigt sein, wenn irgendwo in der ganzen Reihe der Angiospermen mit ihren so vielfach modifizierten Samenanlagen seine Befruchtung einträte. Das findet aber auch dort nicht statt, wo, wie bei der Chalazogamie der Pollenschlauch in seine Nähe geführt wird. Ich glaube, der einzig mögliche Standpunkt für die Homologisierung des Embryosacks ist der, den Porsch selbst bei der Deutung des Endosperms einnimmt. „In dem Endosperm“, sagt er, „gegenwärtig noch den Charakter eines Embryo zu finden, ist phylogenetisch ebenso vergeblich, als in dem historisch wohl sicher einen Phyllom entsprechenden Kronenblatt der Angiospermen Blattscheide, Blattstiel und Lamina hineindeuten zu wollen. Beide Bildungen sind eben, obwohl phylogenetisch gleicher Herkunft, im Detail gegenwärtig nicht mehr vergleichbar.“ In ganz gleicher Weise scheint die Homologisierung der beiden Vierergruppen mit Archegonien „to be pressing morphology to an absurdity“ (Coulter und Chamberlain). Die acht freien Energiden haben in der normalen Angiospermensamenanlage bestimmte physiologische Funktionen übernommen. Fallen diese fort, können auch wie bei Dicraea ganz neue Kernfigurationen gebildet werden. Bei Tulipa silvestris (Guignard III) und zum Teil bei Juglans (Karsten) wurde keine bestimmte Lage der Kerne festgestellt. Bei Peperomia und bei Ornithogalum (zit. nach Coulter und Chamberlain) liegt gleichfalls nur eine Synergide neben dem Eikern. Hier wie bei Dicraea wäre es eine Absurdität, eine morphologische Wertung hineindeuten zu wollen. Damit soll keineswegs der Anschauung Beifall gezollt werden, die da meint, den Angiospermen-

Embryosack nun von den mit zahlreichen freien Energiden versehenen Embryosack der Gnetaceen ableiten zu müssen. Diese Bewertung hätte nicht mehr innere Wahrscheinlichkeit. — Das Einzige, was wir sicher von dem Angiospermen-Embryosack aussagen können, ist, daß er eine Tendenz hat, Vierergruppen von Kernen zu bilden, eine Tendenz, wie sie zahlreichen anderen Gametangien auch zukommt. So dürfte vielleicht mit Dangeard es am zweckentsprechendsten sein, den Angiospermen-Embryosack als ein Gametangium anzusehen, ohne dabei zu vergessen, daß er historisch der gekeimten Makrospore der Gymnospermen mit Prothallium und Archegonium entspricht.

Die der ziemlich normal verlaufenden Befruchtung folgenden Stadien der Embryonalentwicklung sind nach zwei Richtungen hin ungewöhnlich: Es wird kein Endosperm gebildet und der Embryo durchbricht kurz nach der Befruchtung den Embryosack, indem er durch den Suspensor in die Nuzellarhöhle geführt wird, und die große Haustorialzelle mit zahlreichen Fortsätzen in das Gewebe des Funikulus und des äußeren Integuments eindringt. Offenbar stehen beide Vorgänge in engster Beziehung. Da eine Ernährung des jugendlichen Embryos durch das Endosperm nicht stattfindet, entzieht er seine Nahrung direkt dem mütterlichen Organismus und diese Ausschaltung der vermittelnden Rolle des Endosperms ergibt, wie wir oben ausführten, einen weiteren Zeitgewinn für die Samenreife. — Es ist sehr merkwürdig, daß eine gleich gerichtete Entwicklung an einer ganz anderen Stelle in der Angiospermenreihe auftritt, nämlich bei den Orchideen. Auch hier wird oft kein Endosperm gebildet, und gleichzeitig wächst an der Mikropyle der Embryo zu den mannigfach gestalteten Haustorien aus, wie sie von Treub I, II eingehend beschrieben wurden. In der Orchideenreihe läßt sich noch ihre Entstehung aus der gewohnten Embryonalentwicklung verfolgen, denn es kommen sowohl Formen mit geringer Endospermentwicklung, wie solche ohne Embryohaustorien vor. Inwieweit auch hierbei spezielle ökologische Anpassungen mitsprechen, läßt sich ohne genau darauf gerichtete Untersuchung nicht sagen. Treub I meint, „man könnte sich vielleicht den Nutzen dieser Differenzierung für den Embryo vorstellen, indem man voraussetzt, daß die Embryonen, welche einen speziellen Absorptionsapparat besitzen, dadurch in den Stand gesetzt sind, die ersten Stadien ihrer Entwicklung unter dem Schutze einer ziemlich dicken Cuticula (des Embryo) durchzumachen. Es wäre außerdem möglich, daß die Cuticula, die eine längere Zeit hat, sich zu verdicken und zu verstärken, den erwachsenen Embryo mehr vor schädlichen Einflüssen schützt, denen die von Listera und Epipactis,

die immer ohne Suspensoren sind, nicht ausgesetzt sind." Es bleibt zu prüfen, ob nicht auch hier die Schnelligkeit der Samenreife, bewirkt durch direkte Ernährung, als wesentlicher Faktor anzusehen ist. — Daß der Embryo während seiner Entstehung Haustorien in die Mutterpflanze entsendet, scheint sonst nur noch bei Tropaeolum vorzukommen, bei der lange, vielzellige Haustorien den Fruchtknoten durchziehen. Die älteren Angaben, daß auch Tropaeolum des Endosperm ganz entbehre, scheinen unrichtig zu sein. Es bleibt aber zu untersuchen, inwieweit die Ernährung durch den Embryosack stattfindet (vgl. Leidicke). Bei einer orientierenden Untersuchung fiel mir auf, daß schon in sehr jugendlichem Entwicklungszustand der Embryo in einer lufterfüllten Embryonalhöhle liegt.

Die Entwicklungstendenz der höheren Pflanzen wird mit Recht in einem immer weiteren Zurücktreten des Gametophyten gegenüber dem Somatophyten, der Generation mit einem x-Chromosomen gegenüber der mit zwei x-Chromosomen, gesehen. Wenden wir dies für die Podostemacaeen und Orchideen und vielleicht auch für Tropaeolum konsequent an, so hätten wir in ihnen eine Fortentwicklung zu sehen, die über das gewohnte Verhalten der Angiospermen hinausführt. Während dort der neue Somatophyt während der Embryonalentwicklung durch die Vermittlung des Gametophyten im Embryosack ernährt wird, tritt er hier unmittelbar nach der Befruchtung mit dem mütterlichen Somatophyten in direkte Berührung; die eine Generation ist völlig ausgeschaltet. Die Orchideen mit ihren weitgehenden Anpassungserscheinungen an Insektenbesuch werden durch ihren ganzen morphologischen Aufbau wohl mit Recht als eine der höchst entwickelten Pflanzenformen angesehen. Es dürfte somit kein Zufall sein, daß gerade bei ihnen der über die Angiospermenreihe hinausgehende Fortschritt in der Reduzierung des Gametophyten auftritt. Wenn wir nun in der Podostemaceenreihe, die sicherlich an einer ganz anderen Stelle der Angiospermen entstanden ist, gleiche fortschreitende Entwicklungstendenzen vorfinden, wird man dazu geführt, auch in ihnen nicht, wie man leicht durch den vegetativen Aufbau geneigt ist, rückgebildete Formen zu sehen, sondern im Gegenteil Formen, die unter extremen Lebensbedingungen neben weitgehenden Anpassungen der vegetativen Sphäre einen Anstoß zur Fortentwicklung der generativen Sphäre erfahren haben, die weit über das normale Maß der Angiospermen hinausgeht. Ich halte daher auch die Vorstellung von Rombach für verfehlt, die eine Rückkehr der Podostemaceen zur Landform in den Crassulaceen sieht. Ich würde es,

wenn man eine Verwandtschaft annehmen will, für eher denkbar halten, daß die im allgemeinen xerophytische Anpassung der Crassulaceen, die sich auch auf die generative Sphäre erstreckt (vgl. d'Hubert), die Möglichkeit gegeben hat, für die Anpassung an die generativ-xerophytische Lebensweise der Podostemaceen, die, wie sich aus unserer Darstellung ergibt, nicht weniger extrem ist, wie die Anpassung der vegetativen Teile an das Leben in Stromschnellen. — Hat unsere Untersuchung auch keinen Anhalt dafür gegeben, die systematische Stellung der Podostemaceen näher zu begründen, dürfte sie doch auf allgemeine phylogenetische Probleme ein gewisses Licht werfen. Der Anstoß zur Fortentwicklung der generativen Sphäre wird hier zweifellos durch die extremen Lebensbedingungen gegeben. — Der Fortschritt gegenüber der gewohnten Embryonalentwicklung der Angiospermen, der direkten Ernährung des Embryo aus dem Somatophyten gegenüber der indirekten durch den Gametophyten, ist kaum geringer, als der von den Gymnospermen zu den Angiospermen, von der Haupternährung durch das Prothallium zu der durch das Endosperm. Liegt es nicht nahe, anzunehmen, daß auch hier der Übergang in einer besonders extremem Verhalten angepaßten Gruppe stattgefunden hat, die dann, unter normale Verhältnisse zurückversetzt, diese Merkmale beibehalten hat? Wer vermag zu sagen, ob nicht vor unseren Augen in der Fortentwicklung der Podostemaceen zur direkten Ernährung des Embryo der Anfang neuer Pflanzenstämme in Jahräonen gegeben ist?

Literaturverzeichnis.

Mc Allister, The developpment of the embryosac of Smilacina stellata. Bot. Gaz. 1909, Vol. XLVIII.

Balicka-Iwanowska, Contribution à l'étude du sac embryonaire chez certains Gamopetales. Flora 1899, Bd. LXXXVI.

Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.

Brown and Sharp, The embryosac of Epipactis. Bot. Gaz. 1911, Vol. LII, Dec.

Cario, Anatomische Untersuchungen von Tristicha hypnoides Spreng. Bot. Zeitung 1881.

Chodat et Bernard, Sur le sac embryonaire de l' Helosis gujanensis. Journ. d. Bot. 1900, Tome XIV.

Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms. New York 1903.

Ernst, A., I. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo von Tulipa. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.

Ders., II. Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. d. bot. Ges. 1908, Bd. XXVI a.

Geerts, J. M., Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera lamarkina. Rec. d. trav. bot. nécol., Tome V.

Goebel, I. Pflanzenbiologische Schilderungen, 2. Teil, 1893. Marburg.

Ders., II. Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Goldfuss, M., Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les composées. Journ. d. Bot. 1898—1899.

Guignard, L., I. Embryogénie des Legumineuses. Ann. d. sc. nat. Bot., Sér. VI, 1881, Tome XII.

Ders., II. Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. Journ. d. Bot. 1893, Tome VII.

Ders., III. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. sc. nat. Bot. 1900, Sér. VII, Tome XI.

Hall, An embryological study of Limnocharis emarginata. Bot. Gaz. 1902, Vol. XXXIII.

Hegelmaier, F., Über den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung. Bot. Zeit. 1889.

d'Hubert, Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. des sc. nat. Bot. 1896, Sér. VIII, Tome II.

Huss, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beih. z. bot. Zentralbl. 1906, Bd. XX, 1. Abt.

Ikeda, F., Studies in the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilisation in Liliacea, 1. Tricyrtis hirta. Bull. of the coll. of agric. Tokyo imp. univers. 1902, Vol. V.

Juel, H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nova acta regiae societatis scientiarum upsaliensis 1907, Ser. IV, Vol. 1, No. 9.

Karsten, Über die Entwicklung der weiblichen Blüte bei einigen Juglandaceae. Flora 1902, Bd. XC.

Lavialle, P., Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les composées. Ann. d. sc. nat. Bot. 1912, IX. ser., Tome XV.

Leidicke, J. W., Beiträge zur Embryologie von Tropaeolum majus L. Inaug.-Diss. Breslau 1903.

Lötscher, Bau und Funktion der Antipoden in der Angiospermensamenanlage. Flora 1905, Bd. XCIV.

Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena 1911, Bd. III, 1. Teil.

Merz, Untersuchungen über Anatomie und Samenentwicklung der Utricularien und Pinguicula. Flora 1897, Bd. LXXXIV.

Modilewsky, J., I. Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora 1908, Bd. XCVIII.

Ders., II. Zur Embryobildung von Euphorbia procera. Ber. d. bot. Ges. 1909, Bd. XXVII.

Ders., III. Zur Embryobildung einiger Onagraceen. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1909, Bd. XXVII.

Osterwalder, Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora 1898, Bd. LXXXV.

Pace, Lulu, Fertilisation in Cypripedium. Botanical Gaz. 1907, Vol. XLIV.

Porsch, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag 1907. Jena.

Rombach, Die Entwicklung der Samenanlage bei den Crassulaceae. Rec. d. trav. bot. Neerland 1911, Vol. VIII.

Rosenberg, O, Experimental and cytological studies in the Hieracia (Ostenfeld and Rosenberg). II. Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Botanisk tidsskrift, 28. Bind. København 1907.

Schmid, Eduard, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1906, Bd. XX, Abt. 1.

Smith, The tetranucleate Embryosac of Clintonia. Bot. Gaz. 1911, Vol. LII.

v. Tieghem, Sur l'hypostase. Ann. d. sc. nat. Bot., ser. 8, Tome XVII.

Treub, M., I. Notes sur l'embryologie de quelques Orchidées. Naturh. Verhandl. d. Königl. Akad. 1879, Deel 19.

Ders., II. Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. d. Jardin. de Buitenzorg 1883, Vol. III.

Went, F. A. F. C., I. The development of the ovule, embryosac and egg in the Podostemaceae. Rec. trav. bot. Neerland 1909, V.

Ders., II. Untersuchungen über Podostemaceae. Verhandl. d. Königl. Akad. d. Wet. Amsterdam 1910, 2 Sect., Deel XVI, 1.

Warming, I. Podostemaceae in Engler u. Prantl: Natürl. Pflanzenf. 1890.

Ders., II. Familie Podostemaceae I—VI. Kgl. Danisch Videns Selk. Skr. 1881—1901.

Westermaier, M., I. Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere der sogenannten Antipoden. Nova acta Acad. Leopold. Carol. Acad. 1890, 57, 1.

Ders., II. Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Beiträge zur wiss. Botanik 1896, I, 2.

Willis, J. C., Studies of the Morphologie and Ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. Ann. of the Royal Botanic Gardens, Paradenia 1902, Vol. I, part. 4.

Wurdinger, Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von Euphrasia. Denkschr. Wiener Akad. 1910.

Figurenerklärung zu Tafel XI—XIV.

Tafel XI.

Lawia zeylanica Tul.

Fig. 1. E. M. Z. Vergr. ca. 1550.
„ 2. E. M. Z. in heterotypischer Kernteilung. Vergr. ca. 2050.
„ 3. E. M. Z. geteilt. Obere Zelle kleiner wie die untere. Vergr. ca. 1550.
„ 4. E. Z. Obere Zelle zur Kappe zusammengedrückt. Vergr. ca. 1550.
„ 5. Embryosack. Erste Kernteilung. Vergr. ca. 1550.
„ 6. Oberer Kern stärker vergrößert. Vergr. ca. 1550.
„ 7. Tüpfelstruktur der Kappe. Vergr. ca. 2050.
„ 8. Kernspindel des oberen Kernes. Querschnitt. Vergr. ca. 2050.
„ 9. Oberer Kern soeben geteilt. Vergr. ca. 1550.
„ 10. Ein Kern rückt in die Mitte des Embryosackes. Vergr. ca. 1550.
„ 11. Synchrone Teilung der oberen Kerne. Vergr. ca. 1550.

Fig. 12. Fertiger Embryosack mit Mikropyle. Vergr. ca. 1550.
„ 13. Protoplastenabgrenzung im Embryosack. Vergr. ca. 1550.
„ 14. Befruchtungsstadium. Pollenschlauch fusioniert mit einer Synergide. Vereinigung der unteren Embryosackkerne. Vergr. ca. 1550.
„ 15. Ein männlicher Kern in der Eizelle, der zweite verschmilzt mit dem Embryosackkern. Vergr. ca. 1550.
„ 16. Ein männlicher Kern in der Eizelle. Querschnitt. Vergr. ca. 1550.
„ 17. Eizelle mit Kernverschmelzung. Querschnitt. Vergr. ca. 2050.
„ 18. Teilung des befruchteten Eies. Degeneration des Embryosackkernes. Vergr. ca. 1550.
„ 19. Zweizelliger Embryo oberhalb des verengten Endostoms. Vergr. ca. 1550.
„ 20. Embryo dringt in den unteren Teil des Nuzellus. Vergr. ca. 1550,

Tafel XII.

Podostemon subulatus Gardn.

Fig. 21. E. M. Z. im Synapsisstadium. Vergr. ca. 1550.
„ 22. E. M. Z. mit lockiger Protoplasmastruktur. Vergr. ca. 2050.
„ 23. E. M. Z. in heterotypischer Kernteilung. Vergr. ca. 2050.
„ 24. E. M. Z. geteilt. Zentrale Zellreihe des Nuzellus mit Stärkekörnern erfüllt. Vergr. ca. 1550.
„ 25. E. Z. Obere Zelle sich zur Kappe umformend. Vergr. ca. 1550.
„ 26. E. Z. mit Kappe. Vergr. ca. 1550.
„ 27. Embryosack. Erste Kernteilung. Nuzellus mit inhaltsarmen Zellkernen. Vergr. ca. 1550.
„ 28. Synchrone Teilung der Kerne. Vergr. ca. 1550.
„ 29. Vierkernstadium. Obere Protoplasten noch ungesondert. Vergr. ca. 1550.
„ 30. Fertiger Embryosack. Vergr. ca. 1550.
„ 31. Befruchtungsstadium mit zwei männlichen Kernen. Vergr. ca. 1550.
„ 32. Befruchtungsstadium. Pollenschlauch in einer Synergide. Vergr. ca. 1550.
„ 33. Verschmelzung der generativen Kerne. Vergr. ca. 1550.
„ 34. Befruchteter Eikern. Vergr. ca. 2050.
„ 35. Kernspindel im befruchteten Ei. Vergr ca. 1550.
„ 36. Zweizelliger Embryo dringt in den Nuzellarhohlraum. Vergr. ca. 1550.

Tafel XIII.

Fig. 37—39, 41—43: Podostemon subulatus Gardn.

Fig. 37. Pollenmutterzelle. Vergr. ca. 850.
„ 38. Pollenmutterzelle, heterotypische Kernteilung. Vergr. ca. 850.
„ 39. Pollenmutterzelle in zwei Protoplasten geteilt. Vergr. ca. 850.
„ 40. Hydrobrium olivaceum (Gardn.) Tul. Pollenmutterzelle mit zusammengesetzten Pollenkörnern. Freihandschnitt. Vergr. ca. 850.
„ 41. Pollenkorn mit Stärke. Vergr. ca. 850.
„ 42. Reifes Pollenkorn. Vergr. ca. 850.
„ 43. Querwand des Pollenkornes mit Tüpfeln. Vergr. ca. 1900.

Fig. 44—54: Dicraea elongata Tul.

Fig. 44. Embryosack mit zwei Kernen. Vergr. ca. 1550.
„ 45. Kernballen im jugendlichen Nuzellarhohlraum. Querschnitt. Vergr. ca. 1550.

Fig. 46. Kernteilung des oberen Kernes. Vergr. ca. 1550.
„ 47. Oberer Kern geteilt, unterer Kern ungeteilt. Vergr. ca. 1550.
„ 48. Fertiger Embryosack. Untere Kerne nebeneinander. Vergr. ca. 1550.
„ 49. Fertiger Embryosack. Querschnitte. *a* oberer, *b* mittlerer, *c* untere Kerne. Vergr. ca. 1550.
„ 50. Fertiger Embryosack. Untere Kerne etwas übereinander. Vergr. ca. 1550.
„ 51. Befruchtetes Ei. Vergr. ca. 1550.
„ 52. Fast reifer Samen. Doppelkernige Haustorialzelle. Vergr. ca. 800.
„ 53. Schleimzellen der Samenschale. *a* Oberflächenansicht, *b* Querschnitt. Vergr. ca. 800.
„ 54. Embryo mit quallenförmiger Haustorialzelle. Vergr. ca. 350.

Tafel XIV.

Fig. 55—62: Hydrobrium olivaceum (Gardn.) Tul.

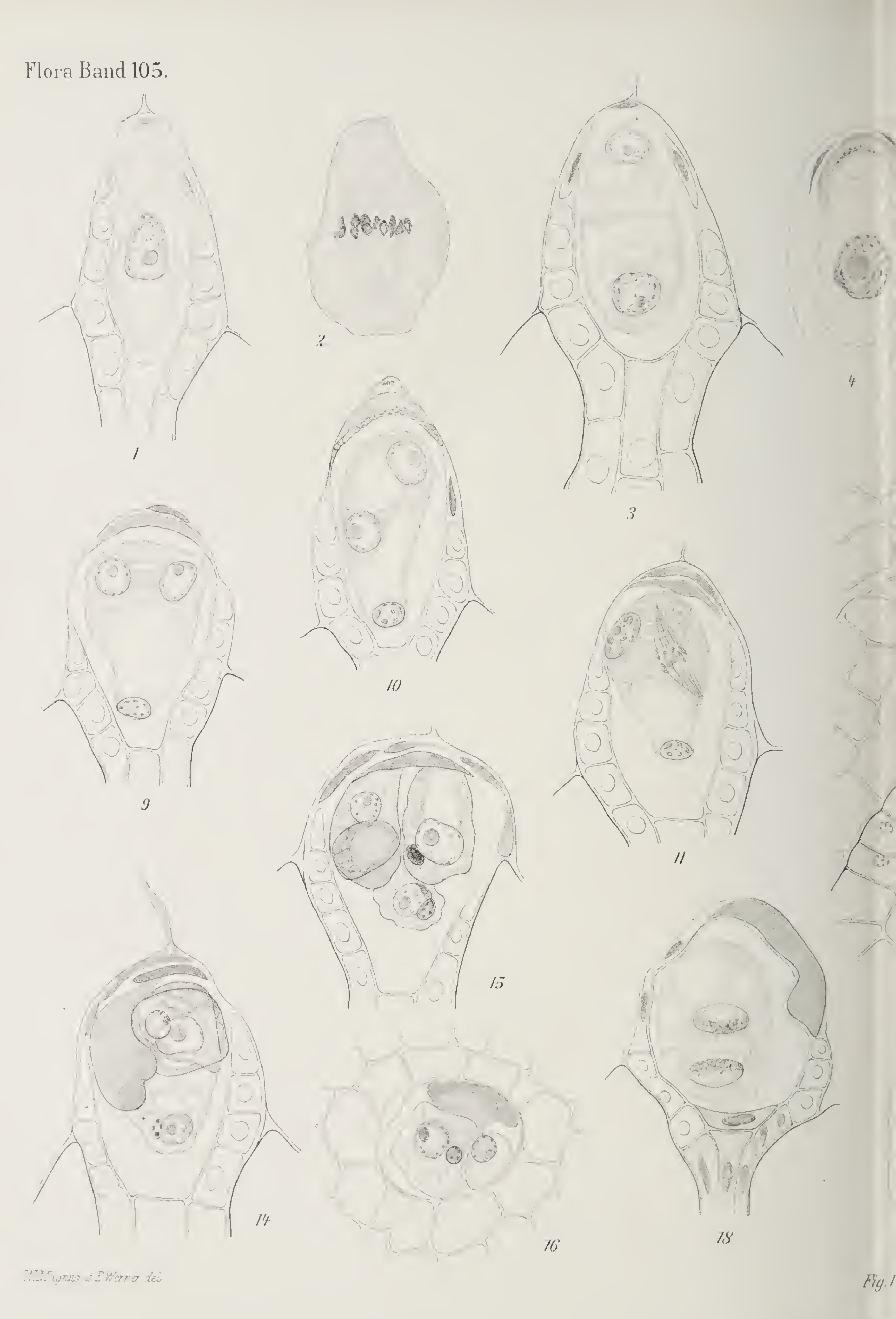
Fig. 55. E. M. Z. im Nuzellus. Bildung des Nuzellarhohlraumes. Vergr. ca. 750.
„ 56. Embryosack mit geteiltem Kern. Vergr. ca. 2050.
„ 57. Embryosack mit vier Kernen. Vergr. ca. 2050.
„ 58. Fertiger Embryosack. Vergr. ca. 1550.
„ 59. Fertiger Embryosack. Unterer Protoplast abgetrennt. Vergr. ca. 1550.
„ 60 u. 61. Kerne in der Nuzellarhöhle. Vergr. ca. 1550.
„ 62. Befruchtungsstadium. Verschmelzung der generativen Kerne. Vergr. ca. 1550.

Fig. 63—67: Farmeria metzgerioides (Trimen) Willis.

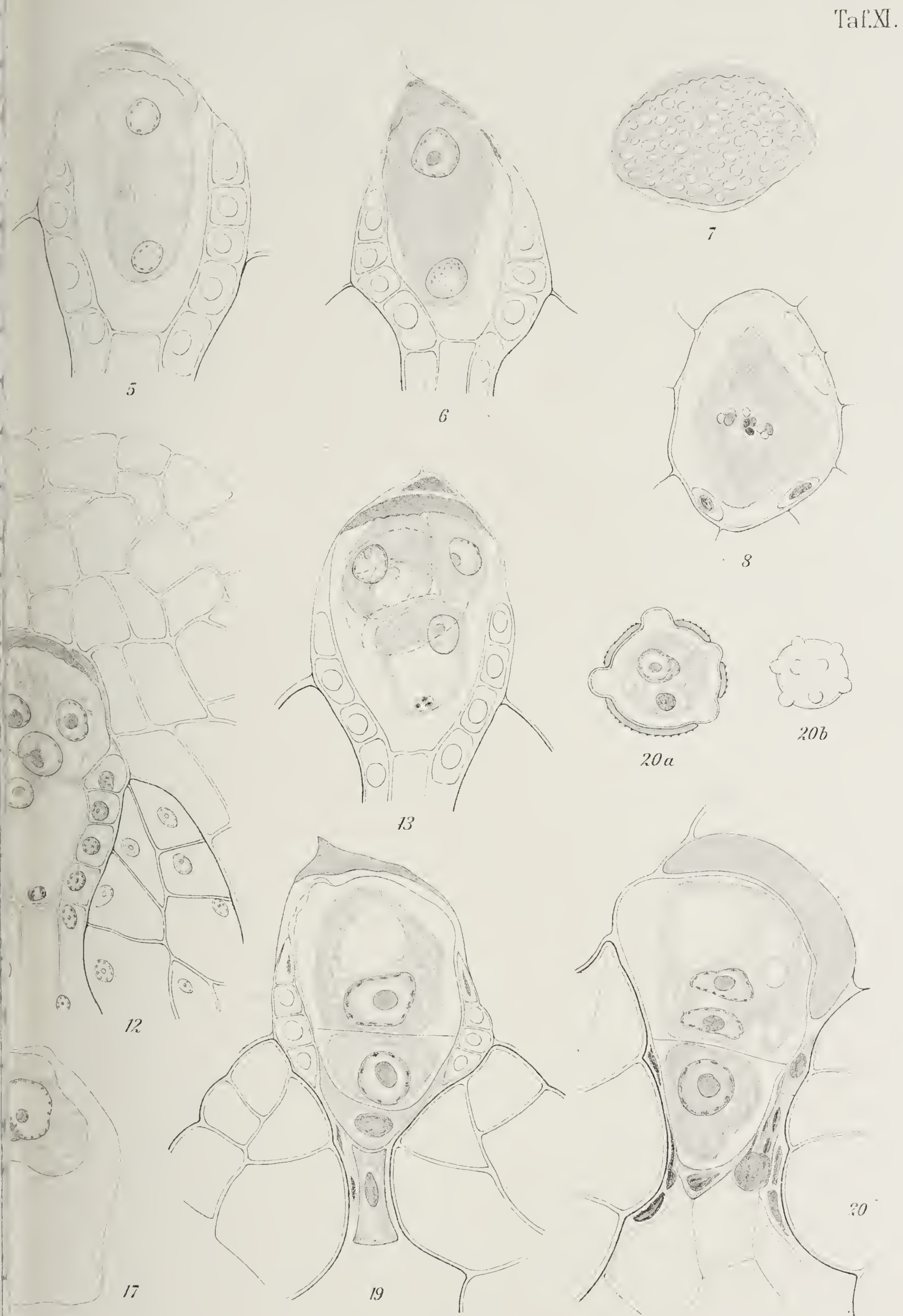
Fig. 63. E. Z. Vergr. ca. 1550.
„ 64. Embryosack mit geteiltem Kern. Vergr. ca. 1550.
„ 65. Fertiger Embryosack. Nuzellarhohlraum mit inhaltsarmen Kernen. Vergr. ca. 1550.
„ 66. Embryo mit drei Zellen. Kernteilung in der Haustorialzelle. Vergr. ca. 1550.
„ 67. Embryo mit zweikerniger Haustorialzelle. Vergr. ca. 650.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.





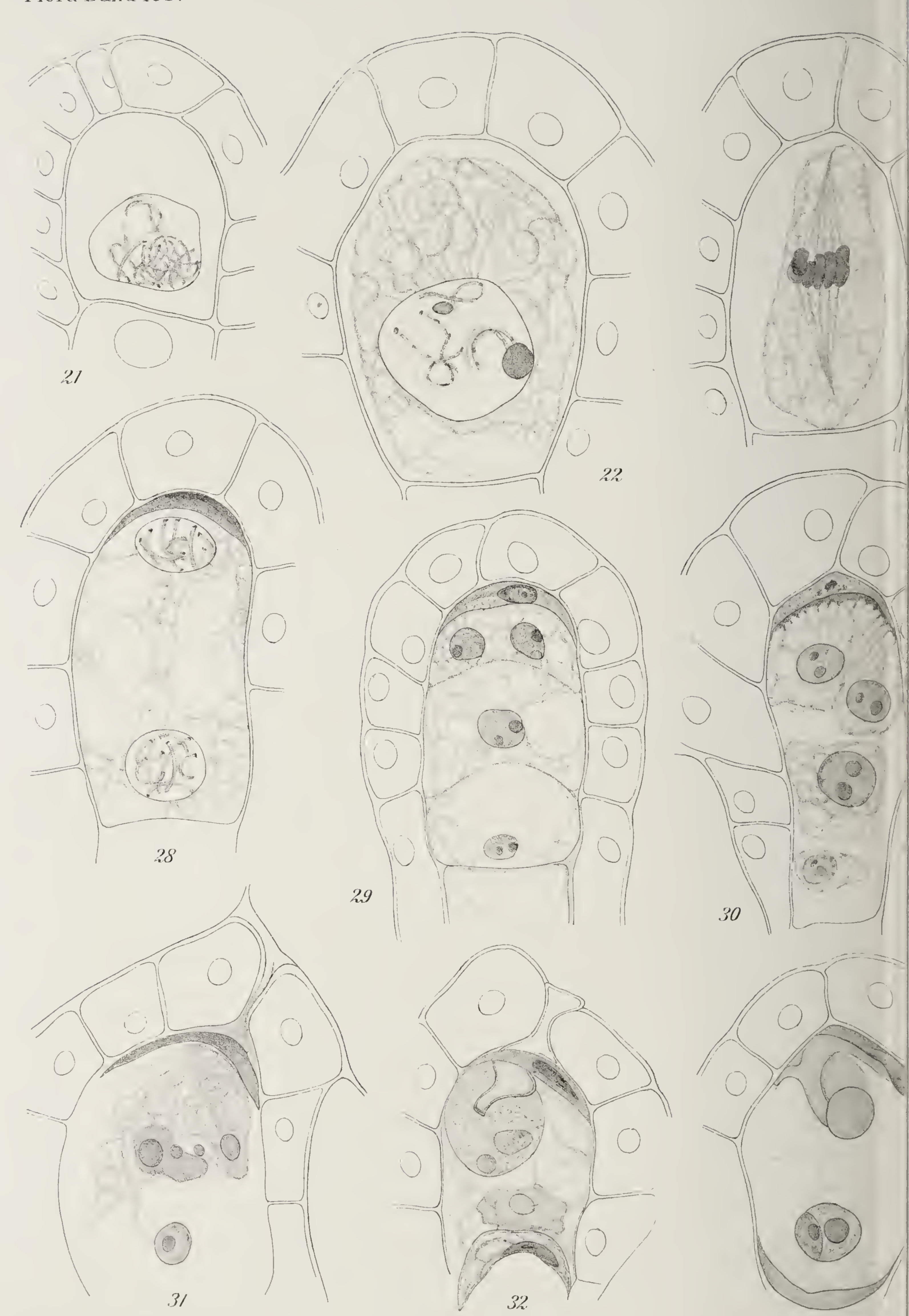
Verlag von Gus



r in Jena.

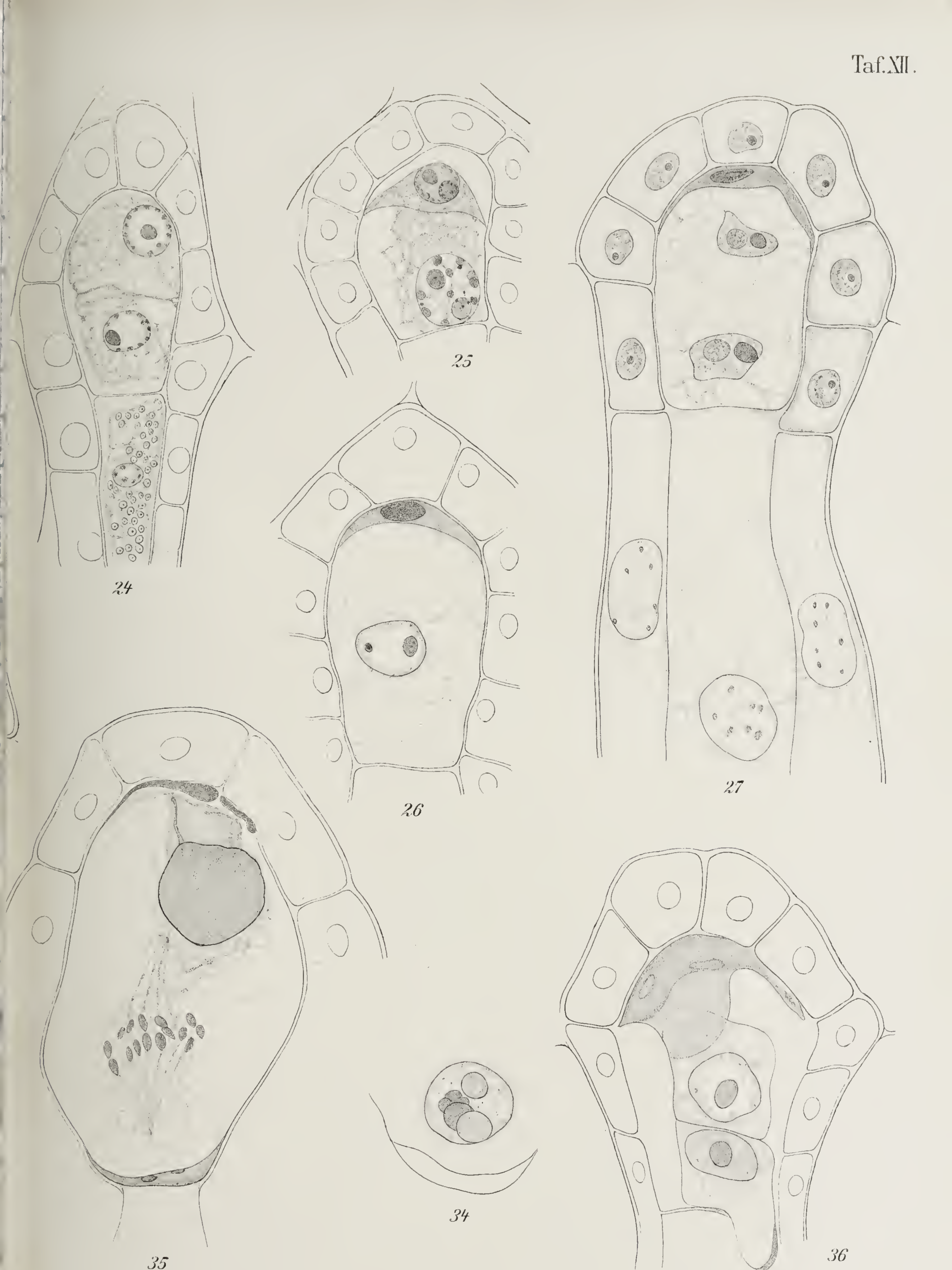






W. Magnus et E. Werner del.

Verla



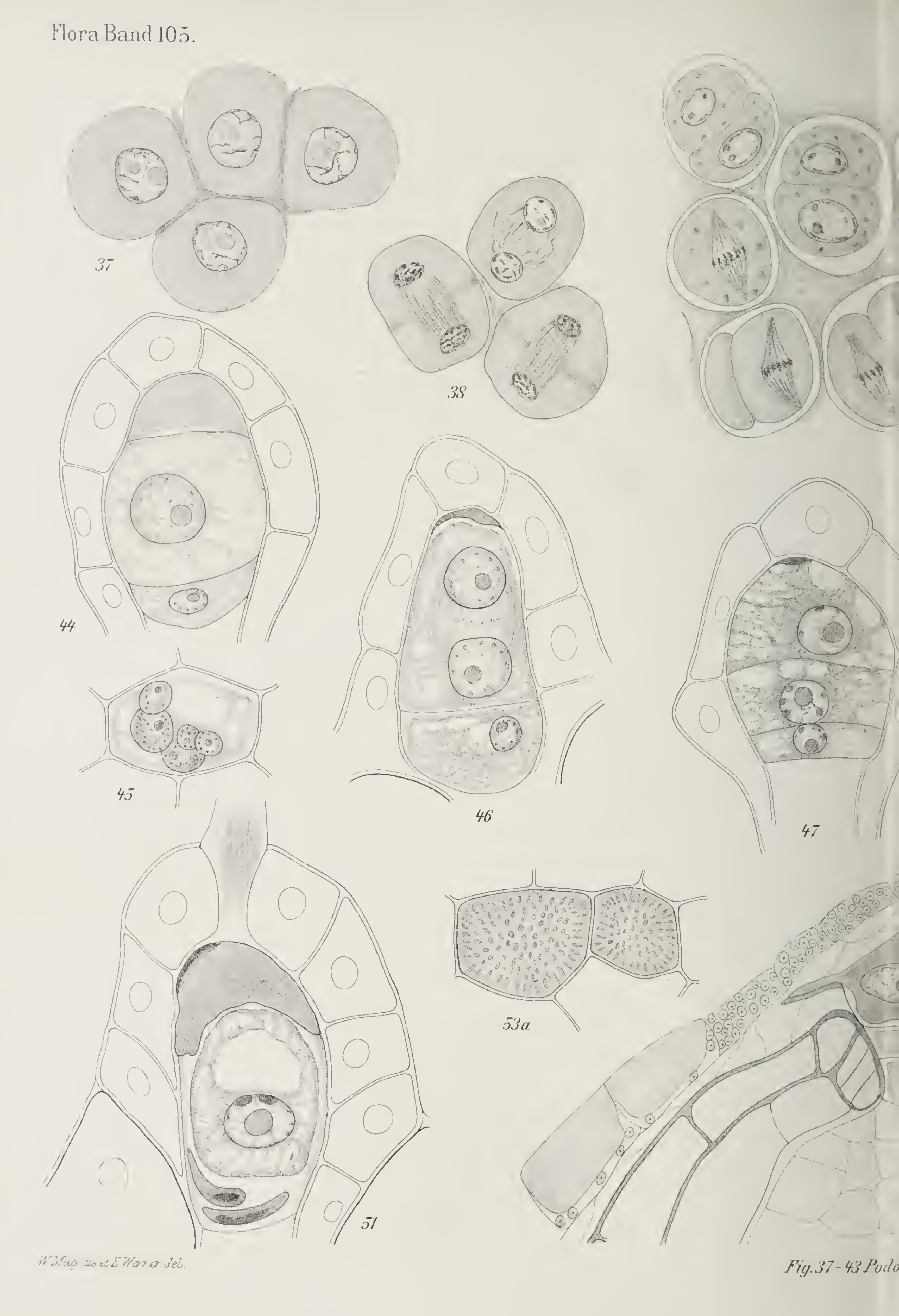
6 Podostemon.

E. Laue Lith. Inst. Berlin.

av Fischer in Jena.



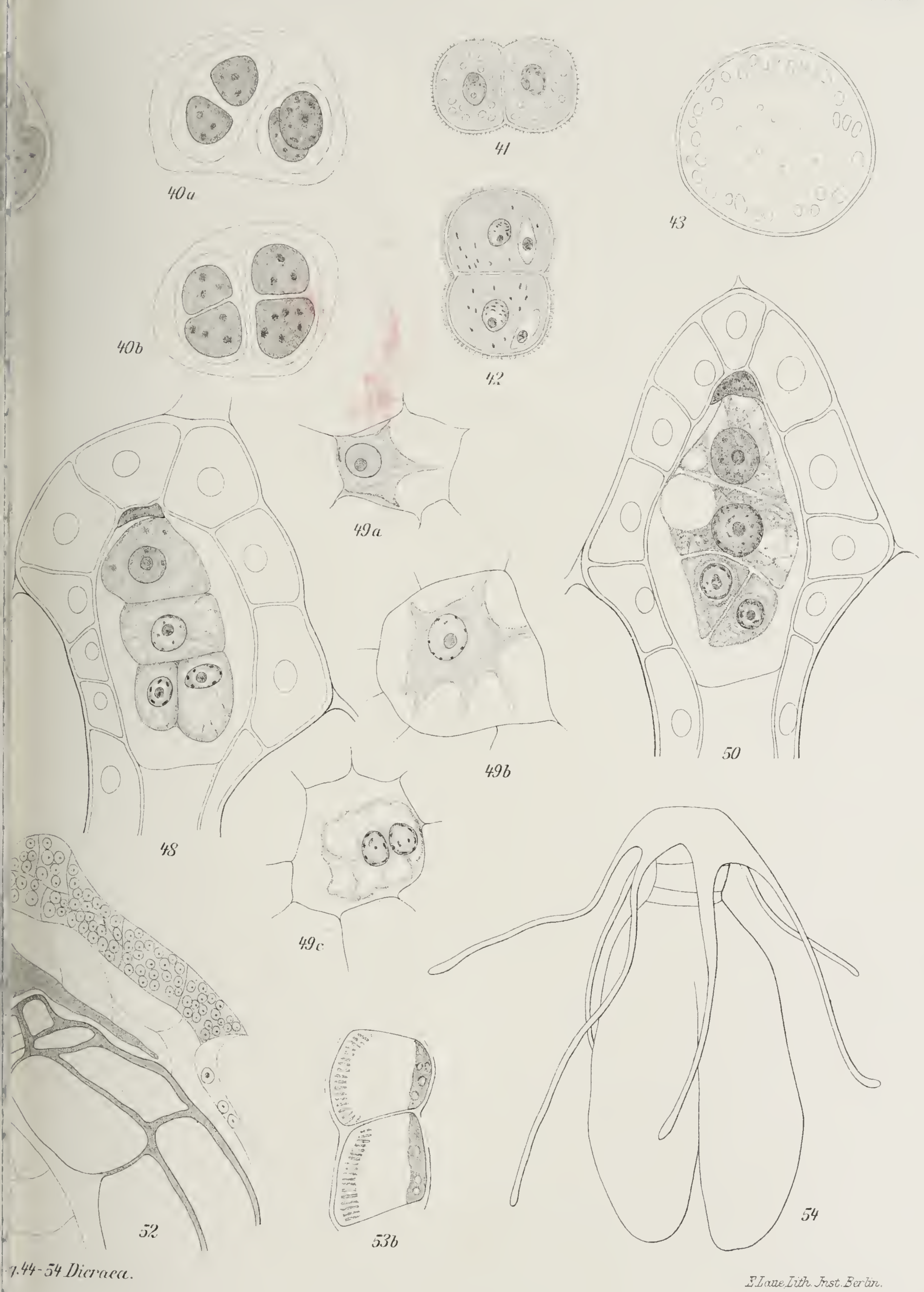




W. Magnus et E. Werner del.

Fig. 37-43 Podo

Verlag von



[F]ig. 44-54 *Dicraea.*

E. Laue Lith. Inst. Berlin.

[Fis]cher in Jena.



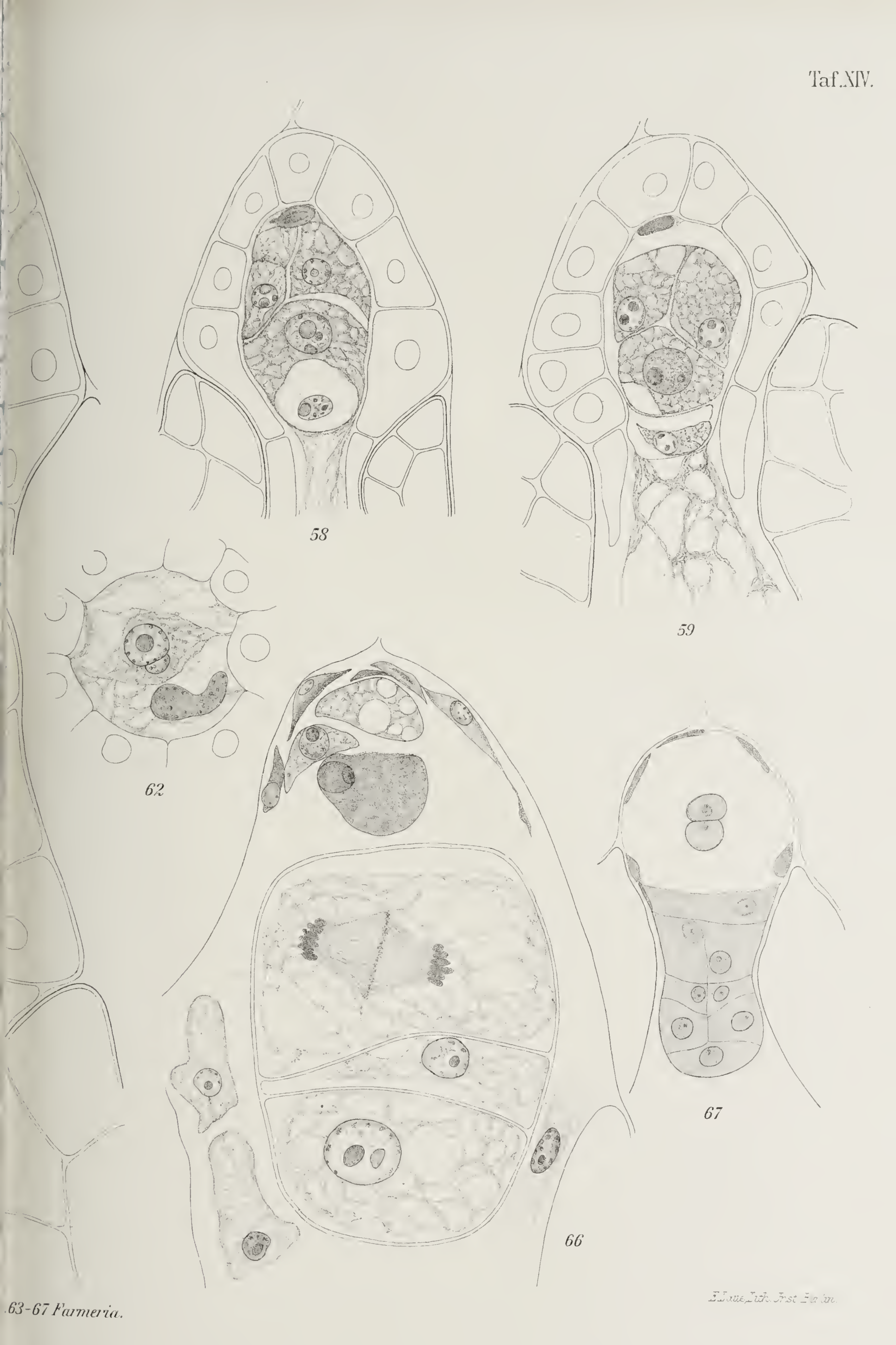




W. Magnus et E. Werner del.

Fig. 55-62 Hyd

Verlag vo



.63-67 *Farmeria.*

scher in Jena.



Zur Reduktion des Embryoträgers bei Selaginellen.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit 16 Abbildungen im Text.)

Im Dienste der ersten Entwicklungsvorgänge bei den Embryonen höherer Gewächse tritt meist ein als Embryoträger oder Suspensor (auch als Vorkeim und Aufhängefaden) bezeichnetes Organ hervor, welches nicht nur bei den Phanerogamen, sondern auch bei einigen Abteilungen der Gefäßkryptogamen nachgewiesen ist, nämlich bei den Selaginellen und den Lycopodien. Selbst bei einigen Botrychium-Arten bringt nach Lyon [1]) die sich teilende Eizelle einen längeren, mehrzelligen Embryoträger hervor.

Für die Selaginellen, die uns hier besonders beschäftigen, war Mettenius [2]) in seiner Beschreibung der Keimung und Bildung des Embryos in der großen Spore von Selaginella involvens der erste, der hier einen Embryoträger angab. Seine Untersuchungen aber beziehen sich in Wirklichkeit auf S. Kraussiana, welche Art mit S. involvens verwechselt wurde. Es ergibt sich dies besonders aus den Abbildungen der Prothallien mit dem „Diaphragma" (Taf. I, Fig. 5—8) und denen der Embryonen (Taf. II, Fig. 33 u. 34 und Taf. III, Fig. 2). Diese Darstellungen können sich nur auf eine artikulate Form dieser Gattung beziehen, welche mit Sicherheit nur die so häufig verwechselte S. Kraussiana sein kann [3]).

S. Kraussiana erzeugt aber in Wirklichkeit keine derartigen Embryoträger, wie dies Mettenius angibt, was im weiteren nachgewiesen werden soll. Mettenius hielt ein dem Embryoträger zwar physiologisch entsprechendes, aber in seinem morphologischen Werte hiervon ganz verschiedenes Organ des Embryos für einen Träger, und ist somit nicht der erste Entdecker des Suspensors bei den Selaginellen.

---

1) Lyon, Bot. Gaz. 1905, Vol. XI, pag. 455.

2) Mettenius, Beiträge zur Botanik, Heft 1. Heidelberg 1850.

3) Pfeffer, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella, pag. 3, Anm. 2.

Hofmeister[1]) stellte zwar darauf an Zeichnungen von Embryonen derselben Art, die von ihm als S. denticulata angeführt wird, auch irrtümlich lange, gegliederte Embryoträger dar, doch dehnte er seine Untersuchungen auch auf S. Martensii aus, welche Art echte Embryoträger erzeugt, und zeichnete deren Embryo auf Taf. XXIV, Fig. 8 mit einem Träger. Somit hat er bei den Selaginellen den ersten Embryoträger gesehen.

Von Pfeffer ist dann bei der S. Martensii der Embryoträger entwicklungsgeschichtlich gekennzeichnet, und auch von mir konnte dieses Organ bei S. spinulosa, S. denticulata und S. rubricaulis in verschiedener Ausbildung nachgewiesen werden.

Der Embryoträger ist stets ein aus einem Teile der Eizelle entwickeltes Organ des Embryos, welches zwar nur wenige Teilungen erleidet, sich aber meist durch ein ansehnliches Wachstum in die Länge auszeichnet, und steht im Dienste der ersten Entwicklungsvorgänge des Embryos. Durch die Streckung des Embryoträgers wird der Embryo tiefer in das Nährgewebe der Spore geschoben und in eine solche Lage gebracht, die für seine Ernährung zweckmäßig erscheint, auch dient der Träger dem Embryo als erstes Ernährungsorgan (als ein Haustorium), was namentlich bei der embryonalen Entwicklung der S. Martensii deutlich hervortritt. Daß der Embryoträger der Selaginellen zu seiner Ausbildung bei den zur Gruppe der S. Martensii gehörigen Arten die ganze hypobasale Eihälfte aufbraucht, bei denen anderer Gruppen aber aus einem geringeren Teile der Eizelle seinen Ursprung nimmt, kann aus meinem embryologischen Studium an dieser Gattung ersehen werden[2]).

Auffällig erscheint es nun, daß solch ein für die ersten Entwicklungsvorgänge des Embryos als überaus wichtig erkanntes Organ bei einigen Arten dieser Gattung auch in rudimentärer Form vorkommt. S. Galeottei, eine deutlich ausgesprochene artikulate Form, bot das erste Beispiel dieser interessanten Embryoentwicklung mit rudimentärem Embryoträger dar[2]), und es lag nahe, diese Erscheinung bei allen Arten der ganzen Gruppe vorauszusetzen.

Bei den Phanerogamen, z. B. bei den chlorophyllfreien Schmarotzern und Humusbewohnern, werden zwar auch Embryonen ohne Träger angetroffen, aber bei einer Ausbildung wenig zelliger, ganz unvollständiger Embryonen ohne jede Organanlage überhaupt. Auch sind hier solche Gruppen der Phanerogamen, die durch eine Entwicklungs-

1) Hofmeister, Vgl. Untersuchungen höherer Kryptogamen. Leipzig 1851.

2) Bruchmann, Zur Embryologie der Selaginellacen. Flora 1912, Bd. CIV.

hemmung veranlaßt werden, unvollständige Embryonen zu erzeugen, nicht zum Vergleich heranzuziehen. Denn, wie ich es für S. Galeottei darlegte, beschränkt sich die Ausbildungshemmung nur auf den Embryoträger allein, wogegen die übrigen Organe des Embryos, überhaupt der ganze Keimling, in der besonders großen und mit Nährstoffen reich ausgestatteten artikulaten Spore eine überaus günstige Förderung erfährt. Auch entbehrt dieser Embryo für seine ersten Entwicklungsstadien keineswegs derjenigen Fürsorge, die bei anderen Arten ein Embryoträger ausübt. Die Nährgründe der Spore erschließen ihm zwar nicht ein seinem Körper zugehöriges, sondern ein erborgtes Ersatzorgan, ein Ernährungs- oder Embryoschlauch. Wir lernen durch S. Galeottei einen ganz neuen Pfad der embryonalen Entwicklung kennen, welcher notwendig noch bei den anderen Arten ihres Verwandtschaftskreises zu prüfen ist.

Man kennt bis jetzt etwa 60 artikulate Arten der Selaginellen, die zum größten Teile der amerikanischen Flora angehören und nur durch einzelne Arten in Asien und Afrika vertreten sind. Leider beschränkt sich die Kultur solcher Arten in den europäischen Gewächshäusern bis dahin hauptsächlich auf S. Kraussiana, seltener trifft man noch S. Poulteri und S. Galeottei an. Es fanden sich zwar in einigen Tauschkatalogen der Universitätsgärten, z. B. in denen von Lille und Krakau, auch die artikulate S. stolonifera Spring. angeführt, und mir wurde aus diesen Gärten auf meine Bitte die unter solchem Namen kultivierte Pflanze bereitwilligst zugesandt. Von Krakau erhielt ich in liebenswürdigster Weise auch Sporenstände dieser Art. Bei näherer Prüfung erwies sich diese Selaginella jedoch als eine falschbenannte, nicht artikulate Form. Sie ist zwar einstelig, doch sind ihre Blätter von denen der echten S. stolonifera sehr verschieden und ihre Makrosporen nur von geringer Größe, mit feingranulierter Oberfläche. Große Makrosporen mit Netzreliefleisten, welche ein Hauptmerkmal der Artikulaten bilden, fehlten. Die gut ausgereiften Sporen der in Frage stehenden Art keimten nach 6 Wochen und entwickelten einen Embryo genau nach dem Typus der S. Martensii. Somit gehört diese fragliche Art zur Gruppe der zuletzt genannten Form und bietet kein Material zum Studium artikulater Selaginellen dar.

Es muß sich daher meine Untersuchung leider auf die beiden Arten S. Kraussiana und S. Poulteri beschränken.

Die südafrikanische S. Kraussiana ist die verbreitetste, daher bekannteste ihrer Gattung und wird in den europäischen Gewächshäusern

schon über ein Jahrhundert kultiviert. Sie bietet daher ein leicht zugängliches und allezeit bereites Untersuchungsmaterial dar, welches auch wiederholt Gegenstand der Studien, aber ebenso oft auch Ursache von Irrungen wurde[1]). Diese Pflanze ist dadurch ein historisch interessantes Studienobjekt geworden. Namentlich konnte ihre embryologische Entwicklung, über die sie des öfteren befragt wurde, wegen ihrer ungewöhnlichen Eigenart, nicht richtig erkannt werden, da gerade die maßgebenden, allerersten und sehr versteckten Entwicklungszustände von allen sich damit befassenden Forschern übersehen wurden. Ich werde hier zunächst das Ergebnis einer nochmaligen Untersuchung dieser Verhältnisse darlegen und dann auf die bereits dieses Thema behandelnden Arbeiten kurz eingehen.

S. Poulteri, die uns hier gleichfalls beschäftigen soll, gehört der Flora der Azoren an. Wenn sie auch in ihrer äußeren Form mit S. Kraussiana nicht verwechselt werden kann, so besitzen doch beide die seltene Form der Wurzelträger mit radiärem Bündelbau und als echte Artikulaten die großen Netzreliefsporen. Sie sind die bis jetzt einzigen bekannten Arten mit den interessanten Diaphragmaprothallien, auch ist ihre embryonale Entwicklung die gleiche. Da nun auch in der Embryofürsorge die Reduktion des Embryoträgers und der Ersatz dieses Organs übereinstimmenden Ausdruck findet, so ist es nicht nötig, diese Arten in der nun folgenden Schilderung zu trennen.

Das weibliche Prothallium dieser beiden Arten, welches dem von einer starken Wand umschlossenen großen Endospermraum der Spore aufsitzt, erzeugt die Archegonien in der bei den Selaginellen gewöhnlichen Bauart. Diese ergibt bekanntlich einen Hals von acht, in zwei Etagen aufeinandergeschichteten Zellen, unter welchen die Zentralzelle in die drei Zellen, die Halskanal-, die Bauchkanal- und die Eibehälterzelle, d. i. die das Ei einschließende Zelle, zerlegt wird. Letztere nannte ich bei der Darstellung der gleichen Verhältnisse für S. Galeottei „Eimutterzelle“. Sie wird meist als Eizelle bezeichnet, allein die „Befruchtungskugel“, d. i. der Kern dieser Zelle mit dem ihn umgebenden Protoplasma, stellt schon die nackte Eizelle dar, und ihre Umhüllungsmembran, die hier in der Embryofürsorge eine besondere ökonomische Bedeutung erhält, sollte in dem Namen für diese geschlechtliche Zelle einbegriffen werden.

---

1) Man vergleiche: A. Braun, Monatsbericht der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom 27. April 1865. Pfeffer, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella, pag. 3, Anm. 2. Bonn 1871.

Die befruchtete Eizelle findet man bei diesen Arten anfangs als ein auf ein verhältnismäßig kleines Volumen zusammengedrängtes und mit feiner Membran umkleidetes Kügelchen in ihrer Mutterzelle vor (Fig. 1). Sie besitzt ein gleichartiges, dichtes Plasma mit deutlichem Zellkern, der sich bald verdoppelt, womit zugleich der junge, kugelige Embryo eine länglich eiförmige Gestalt erhält und vielfach auch seine erste Teilung eingeht, die stets quer zu seiner Längsachse gerichtet ist (Fig. 2). In anderen Fällen tritt diese Teilung später auf.

Der junge Embryo vermag nun mittelst Ausscheidung von Sekreten auf seine Umgebung einzuwirken. Die ihn umschließende Membran der Eimutterzelle wird zunächst erweitert (Fig. 2), und darauf beginnt sie sich nach dem Innern der Spore zu auszustülpen und mit dem jungen Embryo am Grunde schlauchartig auszutreiben. Nach einer Auflösung von 1—3 Zellen des Prothalliumgewebes stößt in diesem Prothallium aber die den Embryo führende, haustorienartige Ausstülpung, bei ihrem Streben nach dem Sporeninnern, auf das sogenannte Diaphragma, d.i. die verdickte Zwischenwand in der Spore, welche den jungen Embryo, wie eine Mauer Utopiens, von den Reservestoffen des Sporeninneren trennt. Doch mit Leichtigkeit wird dieses Hindernis durch eine enzymatische Auflösung an der entgegenstehenden Stelle genommen. Der Embryo in seinem Schlauche gelangt unschwer durch diese Schranke in das eigentliche Nährgewebe der Spore. Fig. 3 stellt den Zustand dieser Entwicklung dar, in welchem der junge Embryo in seinem Vehikel die entgegenstehende Diaphragmawand gerade durchdringt, und Fig. 4, wie er darauf die Gefilde der Reservestoffe soeben erreicht hat.

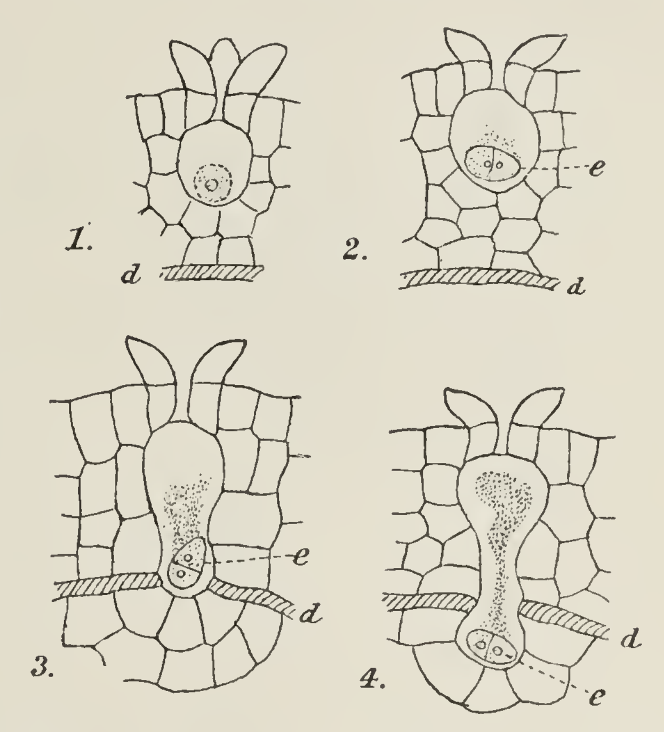


Fig. 1 u. 3. S. Poulteri. Fig. 2 u. 4. S. Kraussiana. Archegonien mit jungem Embryo (*e*), *d* Diaphragmabruchstück. Vergr. 225.

Schon während dieses ersten Teiles der Reise unseres Embryos in das Sporeninnere fällt es auf, daß der Embryoschlauch außer dem kleinen Embryo, den er an seinem Grunde umschließt, noch eine mit dem Embryo in Berührung stehende Plasmasäule enthält. Dieselbe schmiegt sich stets an den Embryo einseitig an und reicht von dort meist bis an das Archegonium hinauf (Fig. 4). Einen Zellkern habe ich in diesem Schlauchplasma nicht finden können, dennoch dürfte dieses

Plasma nicht zufälliger, sondern funktioneller Inhalt des Schlauches sein. Ich nehme an, daß dieses Schlauchplasma unter der Direktion des Embryos während dessen Abwärtssteigen in das Endosperm für denselben physiologisch tätig ist.

Auch in der aufgetriebenen Eimutterzelle, also beim Beginn der Versenkung des Embryos, bemerkt man schon das Vorhandensein einer geringen Plasmamenge, welche sich einseitig dem ovalen Embryo anschmiegt (Fig. 2) und darauf bei zunehmender Länge des Schlauches wächst (Fig. 3). Der junge Embryo vermag hier, so erscheint es mir, wie ein Zellkern zu wirken. Wie z. B. im Embryosack höherer Pflanzen gewisse Zellkerne sich mit Plasma umgeben und sich dieses dienstbar machen, so dürfte hier der kleine ein- bis zweizellige Embryo, im Interesse seiner Fahrt in das Endosperm der Spore, Plasma von außerhalb heranziehen und wirksam beeinflussen zu können. Die Verrichtung dieses Schlauchplasmas würde dann unter anderem darin bestehen, dem Embryo Stoffe für die Erzeugung von Enzymen zuzuführen und Baustoffe für Vergrößerung des Embryoschlauches zu liefern.

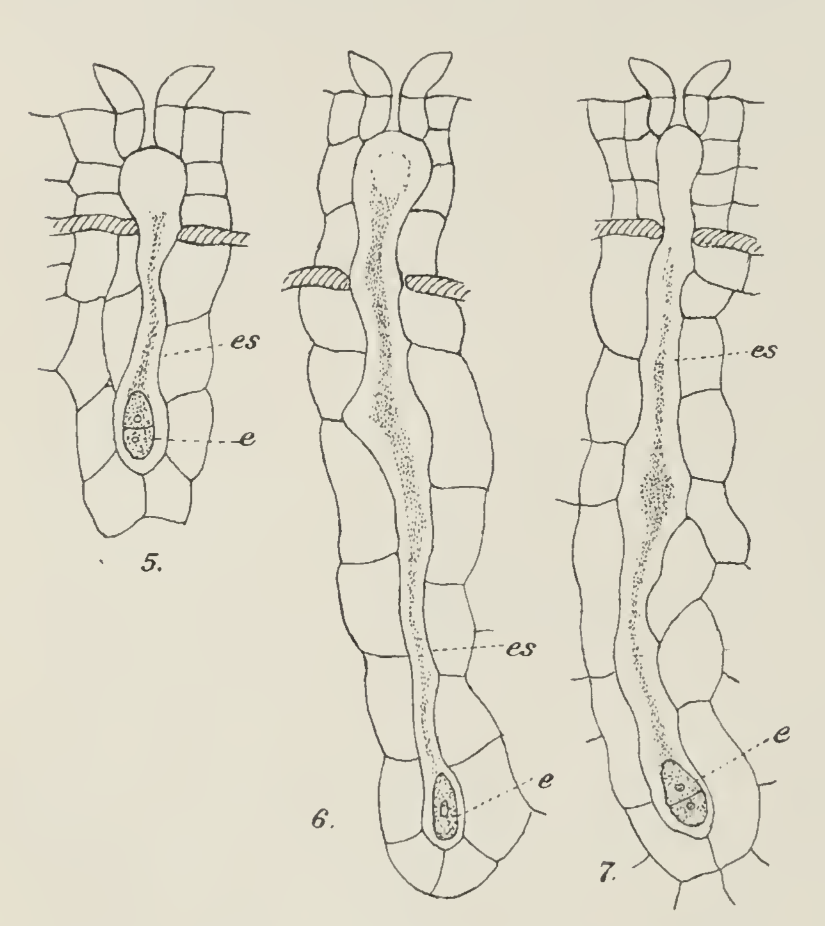


Fig. 5 u. 7. S. Kraussiana. Fig. 6. S. Poulteri. Archegonien mit Embryoschlauch (*es*) und jungem Embryo (*e*). Vergr. 225.

Nachdem der Embryo mit seinem Tauchorgan das Diaphragma glücklich durchbrochen hat, scheint seine Weiterreise in die Tiefen des Endosperms leicht und schnell von statten zu gehen. Wie bei einem fortstrebenden Pollenschlauch, werden auch hier die entgegenstehenden Zellen desorganisiert, in ihrem Verbande gelockert und auseinandergedrängt. So wird der Embryo in einem ungeteilten Schlauche von ansehnlicher Länge in das Endosperm auf etwa ein Drittel der Sporentiefe hinabgeschoben (Fig. 5—7). Der plasmatische Inhalt des Schlauches nimmt mit seinem Wachstum zu und hat immer Berührung mit dem Embryo, tritt aber vom Archegonium mehr und mehr zurück (Fig. 5—7). Die Endospermzellen der Umgebung des Schlauches erscheinen heller als die anderen, da ihre Auflösung eingeleitet wird. Zur Bildung einer

Höhlung aber, wie in dem Prothallium von S. Galeottei, kommt es hier anfangs noch nicht.

Der Embryo bleibt während seiner Reise vom Archegonium bis in die Tiefe seiner Nährgefilde sehr klein und ist meist nur zweizellig (Fig. 8). In einigen Fällen fand ich ihn auch als einzelligen Körper am Ziel vor (Fig. 6). Wahrscheinlich werden seine Kräfte für die Versenkung in das Endosperm so aufgebraucht, daß sie nicht zugleich für seine körperliche Weiterbildung reichen. Der Embryo hat in diesem Entwicklungszustande länglich-ovale Form. Seine erste, stets quer zu seiner Längsachse gerichtete Teilungswand halte ich für die Basalwand. Die stumpfere Embryohälfte ist dann die epibasale mit dem Sproßpol, die spätere die hypobasale mit dem Embryoträgerpol. Ganz so deutlich, wie bei S. Galeottei, sind hier anfangs die beiden entgegengesetzten Embryohälften nicht charakterisiert, dennoch aber zu unterscheiden. Der Embryo liegt in dem Schlauche, der ihn vom Archegonium fortführt, anfangs, bei langsamer Fortbewegung, quer im erweiterten Schlauche (Fig. 2 u. 4). Bei der schnelleren Fahrt durch das Endosperm erscheint er im engen Schlauche aufgerichtet und kehrt in solcher Stellung seine hypobasale oder auch seine epibasale Hälfte dem Prothallium zu (Fig. 5 bis 9), wie ich dies schon bei S. Galeottei fand. Auffallend erscheint mir das körnchenfreie, hyaline Plasma des Embryos mit den einfachen Zellkernen während dieser Entwicklungsphase.

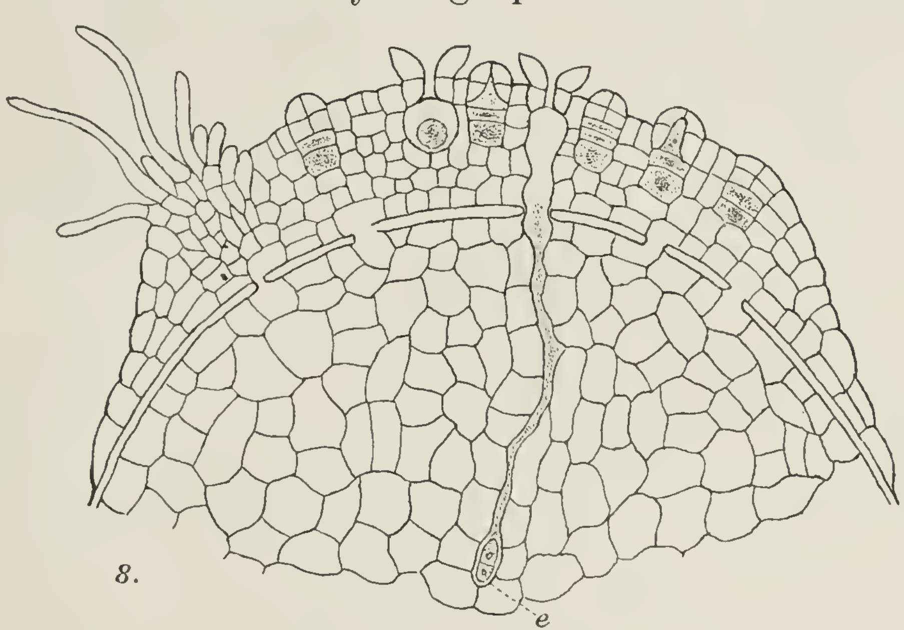


Fig. 8. S. Kraussiana. Medianer Längsschnitt durch ein Prothallium mit jungem Embryo (*e*) im Embryoschlauch. Vergr. 175.

Die Reife der Archegonien unserer Prothallien und deren Befruchtung tritt ein, wenn das Endosperm der Spore, von der Peripherie des Diaphragmas ab, nach dem Innern der Sporenhöhlung zu bis auf etwa ein Drittel des Sporenraumes durch Zellgewebe aufgeteilt ist. In dieses Zellgewebe taucht der junge Embryo in seinem Beförderungsmittel bis an den Rand (Fig. 8). Wenn nun auch die Zeichnung eines Prothalliumlängsschnittes diese embryonale Entwicklungsphase deutlich zeigen kann (Fig. 8), so erscheint sie in Wirklichkeit, inmitten der mit

dichtem Inhalt angefüllten Endospermzellen sehr versteckt und wird selten in der übersichtlichen Darstellung der Fig. 8 anzutreffen sein.

Es ist demnach auch in der embryologischen Entwicklung bei S. Kraussiana und S. Poulteri, wie bei S. Galeottei, an Stelle eines Embryoträgers ein ihm physiologisch gleichwertiges Organ tätig, welches ich Embryoschlauch nannte. Obgleich dieses Organ morphologisch dem Embryoträger völlig ungleichwertig ist, so hat doch die äußere Ähnlichkeit beider zu ihrer Verwechselung geführt, wie es namentlich die Literatur über S. Kraussiana bekundet. Und die hiermit dargelegte erste Entwicklungsphase gibt den Schlüssel zu einer neuen Auffassung dieser Embryologie.

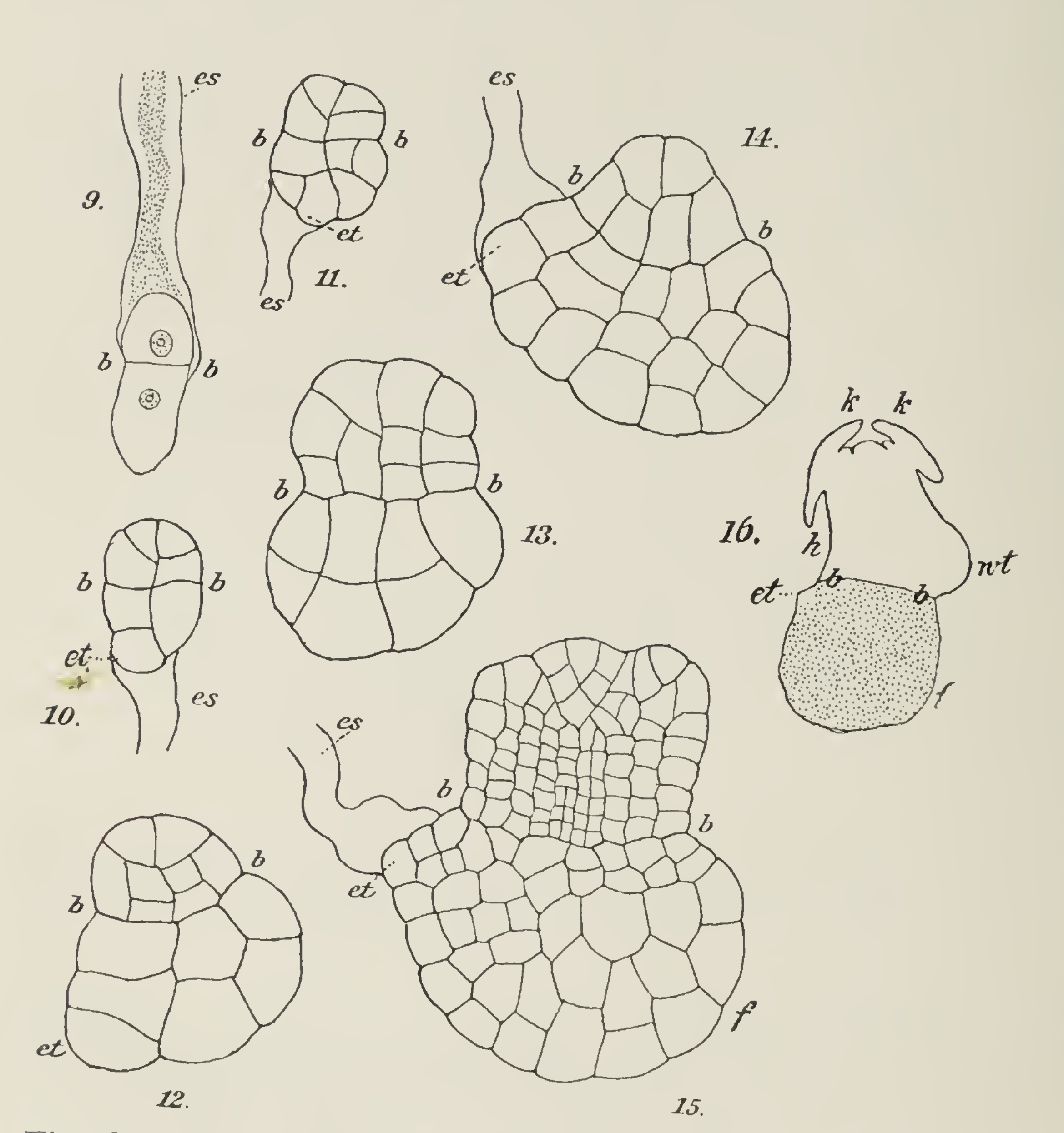


Fig. 9, 11, 13, 15 u. 16. S. Kraussiana. Fig. 10, 12 u. 14. S. Poulteri. Entwicklungsstadien des Embryos. *b* Basalwand, *et* rudimentärer Embryoträger, *f* Fuß, *es* Embryoschlauch, *h* Hypokotyl. Fig. 9—15 Vergr. 225. Fig. 16 Vergr. 45.

Der Embryo nimmt die weiteren und leichter auffindbaren Phasen seiner Entwicklung am Rande des in Zellen aufgeteilten Endospermgewebes vor, und während er hier gute Fortschritte macht, wird die Ausfüllung des Endosperms der Spore mit Zellgewebe fortgesetzt und allmählich beendet, in welchem dann der wachsende Embryo durch Auflösen der Zellen des Nährgewebes um sich herum eine Höhlung bildet.

Der Embryo beginnt zunächst in seiner weiteren Entwicklungsphase sehr aufzutreiben. Fig. 9 stellt eine solche Übergangsform dar. Durch seine Ausdehnung wird der umfassende Schlauch gesprengt,

dessen plasmatischer Inhalt sich darauf verliert, und die beiden Zellen des Embryos erhalten größere Zellkerne und vakuoliges Plasma. Ob nun bei den schnell aufeinanderfolgenden weiteren Teilungen die zweite Wand die Transversalwand ist, gelang mir nicht mit Sicherheit festzustellen. Wie ich schon beim ersten Studium dieser Verhältnisse hervorhob, sind die Embryonen dieser beiden Arten für eine spezielle Darlegung der Entwicklung ihrer Organe und deren Zurückführung auf die Eisegmente sehr undankbare Objekte[1]. Aber es läßt sich beim Vergleich der Fig. 9—15 leicht erkennen, daß eine scharfe Trennung zwischen der durch die Basalwand (*b*) geschiedenen hypobasalen und epibasalen Embryohälfte ausgebildet ist. Erstere übernimmt haustoriale Funktion, stellt den Fuß vor, besteht aus großen Zellen und erscheint immer durch eine lebhafte Entwicklung stark und sehr unregelmäßig aufgetrieben. Eine über die Peripherie des Fußes etwas hervortretende Zelle darf als Rudiment des unausgebildeten Embryoträgers angesehen werden (Fig. 10—15). In den beigegebenen Zeichnungen sind die Embryonen, entgegen der früheren Auffassung, in abgeschlossener Umgrenzung dem anhängenden Schlauche gegenüber dargestellt.

Aus der epibasalen Embryohälfte gehen Hypokotyl, Keimblätter und Sproß hervor. Dann entstehen auch die drei Keimwurzelträger aus dem Grunde des Hypokotyls. Näheres hierüber entnehme man meiner früheren Darstellung[1]. Man gewinnt aus dieser Embryologie einen Typus (Fig. 16), der dem der S. Galeottei nahe kommt und ihm gleicht, wenn es sich noch erweisen sollte, daß dessen Hypokotyl auch epibasalen Ursprung hätte.

Zu dieser nochmaligen Aufnahme der embryonalen Entwicklung von S. Kraussiana und S. Poulteri[1] wurde ich, wie schon hervorgehoben, durch den eigenartigen Entwicklungsgang der S. Galeottei geführt und komme auf ein übereinstimmendes Ergebnis. Im Dienste der embryonalen Entwicklung erscheint auch bei S. Kraussiana und S. Poulteri der Embryoträger ausgeschaltet. Für ihn wird in der Embryofürsorge als Ersatzorgan ein Embryoschlauch ausgebildet und daher der nicht aktive Embryoträger nur in reduzierter Form entwickelt.

Diese Auffassung widerspricht aber allen bis dahin von den gleichen Objekten vorgelegten Angaben. Der Forschungen von Met-

1) Bruchmann, Vom Prothallium der großen Spore und der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten. Flora 1908, Bd. XCIX.

tenius und Hofmeister über den Embryoträger von S. Kraussiana habe ich schon einleitend gedacht, und ihre Arbeiten sind an anderer Stelle ausführlich besprochen worden[1]).

Campbell[2]) hebt von S. Kraussiana hervor: Er habe die früheren Stadien des Embryos über die erste Teilung der Eizelle hinaus zwar nicht verfolgt, aber er schließe aus den späteren Stadien, daß auch die ersten denen von S. Martensii gleichen. Seine Figuren (pag. 517, Fig. 298 *A* u. *G*) geben für den Embryo einen langen Embryoträger an.

In meiner ausführlichen Arbeit[1]) habe ich zwar hervorgehoben, daß sowohl S. Kraussiana, wie auch S. Poulteri in den anfänglichen und späteren Stadien der embryonalen Entwicklung sich sehr von S. Martensii unterscheiden und beide überein einen neuen Typus vorstellen. Dennoch bin auch ich, wie die angeführten Autoren, bei dem Irrtum geblieben, daß der bei den Embryonen dieser Arten hervortretende Schlauch ihrem Körper entstamme und ihnen organisch als Embryoträger zuzurechnen sei. Unter den aus geeigneten Längsschnitten von Prothallien freipräparierten Embryonen sind jugendliche Entwicklungszustände außerordentlich schwer zu erhalten. Diese nun mit dem anhängenden Schlauche oder auch verwachsenen Endospermzellen unter dem Deckglase in verschiedene Lagen gebracht, sind für mannigfache Deutungen zugänglich, sie sind wahre Trugobjekte, und haben unter der Voraussetzung, daß man es hier mit einem Embryoträger zu tun habe, zu willkürlichen und unhaltbaren Vorstellungen geführt.

Möchten doch solche verschiedene Auffassungen in der Entwicklung dieser Arten zur erneuten Prüfung anregen. Mit Pfeffer nahm man die embryologische Entwicklung der S. Martensii als eine für die ganze Gattung gültige an, was sich aber nicht als richtig erwies. So einförmig uns auch die erwachsenen Arten dieser Gattung entgegentreten, so haben sich doch in der Ausbildung ihrer Prothallien und Embryonen auffallende Unterschiede ergeben, welche einmal nach ausgedehnteren Untersuchungen für die Gewinnung von natürlichen Gruppen in dieser Gattung systematische Wichtigkeit beanspruchen werden.

---

1) Bruchmann, Vom Prothallium der großen Spore und der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten. Flora 1908, Bd. XCIX.

2) Campbell, The Structure and Development of Mosses and Ferns. New York 1905.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Marsiliaceen.

Von **Fritz Schneider.**

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Die Marsiliaceen sind schon wiederholt Gegenstand eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen. Vor allem ist die Embryologie von verschiedenen Autoren ausführlich geschildert worden. Die Entwicklung der Seitenorgane wird behandelt in Arbeiten von v. Hanstein (1865) für Blatt, Blattstiel und Blattspreite, von Nägeli und Leitgeb (1858, 1868) für die Wurzel und ihre Seitenwurzeln, mit denen sich auch van Tieghem und Douliot (1888) beschäftigt haben. Die neuesten Arbeiten sind die von Johnson (Marsilia 1898, Pilularia 1898), der die Blatt- und Sporokarpentwicklung studierte und zu wertvollen Ergebnissen gelangte. Über die Entwicklung des Stammscheitels ist jedoch außer den Angaben über die Form der Scheitelzelle und ihre Segmentierung nichts bekannt. Dieser Mangel und die sich oft widersprechenden Ergebnisse der Autoren, die über den Gegenstand gearbeitet haben, lassen eine neue entwicklungsgeschichtliche Untersuchung berechtigt erscheinen.

Methodisches.

Das Material stammt aus dem Königlichen Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem. Pilularia globulifera L. wuchs in einem fast ständig unter Wasser gehaltenen Bassin. Die untersuchten Marsilia-Arten (M. quadrifolia L. ed. 1, M. hirsuta R. Br., M. strigosa W., M. aegyptiaca W., M. Drummondii A. Br., M. elata A. Br., M. diffusa Lepr.) waren meist in Töpfen untergebracht, die nicht sehr feucht gehalten wurden. M. quadrifolia erhielt ich außerdem aus einem Beet mit sehr feuchter, oft unter Wasser gesetzter Heideerde. Alle Arten von Marsilia hatten nur Luftblätter gebildet.

Die Fixierung wurde mit Juel'scher Flüssigkeit (Zinkchlorid 20 g, Eisessig 20 ccm, Alkohol 50 % 960 ccm) oder Chromessigsäure (Chrom-

säure 5 g, Eisessig 15 ccm, Wasser 1000 g) vorgenommen, und zwar 18—30 Stunden lang. Chromessigsäure war zwar schwer auszuwaschen, gab aber bei weitem bessere Resultate als Juel'sche Flüssigkeit. Die Objekte wurden dann durch Alkoholstufen von 10 zu 10% steigender Konzentration in absoluten Alkohol und durch vier Alkohol-Chloroform- bezw. Alkohol-Xylolstufen in Paraffin übergeführt und verblieben 3 bis 14 Tage lang im Thermostaten. Es mußte wegen der Härte der Objekte zur Erzielung guter Serien Paraffin vom Schmelzpunkt 60° angewandt werden. Gefärbt wurde meist mit Heidenhain'schem Hämatoxylin-Eisenalaun, und, um die Zellwände gut sichtbar zu machen, mit Eosin-Nelkenöl stark nachgefärbt. Die Schnittdicke betrug 6, 10 und 13 μ.

Erster Teil.

Die Entwicklung der Achse.

1. Allgemeine Orientierung, Scheitelwachstum und Segmentierung.

Die Marsiliaceen, vertreten durch die Gattungen Marsilia, Regnellidium und Pilularia, stimmen in ihrem Aufbau weitgehend überein. Sie besitzen eine dünne, auf dem Boden kriechende Achse, die aus kurzen Knoten und gestreckten Internodien besteht. Die Internodien werden gegen den Scheitel zu kürzer. Am Scheitel selbst kann man nur erkennen, daß sich die jüngsten Blätter ihm anlegen und ihn zusammen mit den zahlreich vorhandenen Haaren völlig bedecken. Die Knoten tragen je ein Blatt, einen Seitenzweig, eine Haupt- und meist mehrere Adventivwurzeln. Die fruktifizierenden Exemplare besitzen ein oder mehrere Sporokarpien an den Blattstielen. Die Blätter stehen in zwei Reihen, abwechselnd links und rechts von einer durch die Achse gelegt gedachten Medianen. Unter jeder Blattbasis entspringt eine Seitenachse, die ihrerseits dieselben Verzweigungsverhältnisse zeigt wie die Hauptachse. Die Wurzeln stehen in zwei Reihen, links und rechts von der Medianen, auf der ventralen Seite der Achse. Sitzt das Blatt auf der linken Seite des Sprosses, so sitzt auch die Wurzel links, sitzt es rechts, so sitzt auch die Wurzel rechts von der Medianen. Diese Verhältnisse sind bereits von verschiedenen Autoren klargelegt (Bower 1884, Campbell 1905, Lotsy 1909, Mettenius 1846, Meunier 1887).

Im großen ganzen ist der Aufbau außerordentlich regelmäßig und gleich bei allen untersuchten Marsilia-Arten und bei Pilularia. Es lag somit die Vermutung nahe, daß diese Übereinstimmungen entwicklungsgeschichtlich begründet seien. Ich will vorausschicken, daß sich diese

Annahme bestätigt hat. Die folgenden Betrachtungen gelten für die oben angegebenen Marsilia-Arten und für Pilularia.

Zur allgemeinen Orientierung mögen die Figuren 1 und 11 dienen. Sie stellen einen vertikalen Längsschnitt dar, der die Pflanze in zwei ungefähr symmetrische Hälften zerlegt. Es fällt auf, daß die ganze Scheitelregion stark aufgekrümmt ist, und zwar oft um mehr als 90°. Die Spitze des Sprosses wird von einer Scheitelzelle eingenommen, von der die ganze Entwicklung ausgeht. Etwas oberhalb der Mitte des Bildes verläuft ungefähr horizontal eine Zickzacklinie (Fig. 11). Die sie zusammensetzenden Geraden bilden in der Nähe des Scheitels fast rechte Winkel miteinander. Nach rückwärts werden die Winkel größer und erreichen bald den Betrag von 2 Rechten, so daß sich die Zickzacklinie mit zunehmender Entfernung vom Scheitel mehr und mehr ausreckt und schließlich in eine Gerade übergeht. Im allgemeinen läßt sie sich nur ein Stück weit, bis zu einem größeren Internodium, verfolgen. Hier tritt sie aus der Ebene heraus (Fig. 1), da die Achse in der Horizontalebene schwach zickzackförmig hin und her gebogen ist. Die konvexe, dem Boden zugekehrte Seite, möge als die ventrale, die konkave als die dorsale bezeichnet werden.

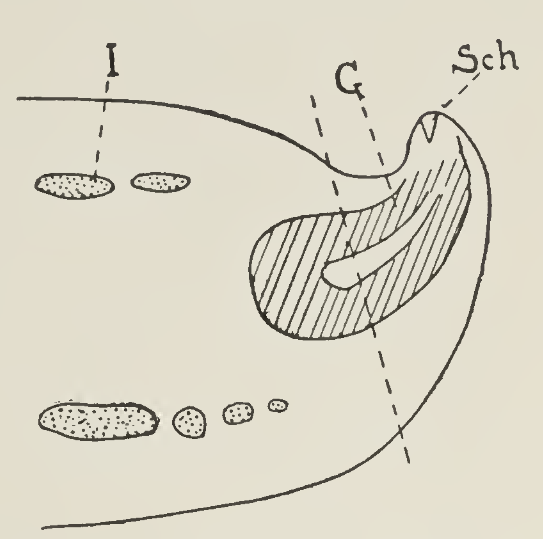


Fig. 1. Marsilia quadrifolia. Vertikaler Längsschnitt durch den Sproß. (Stark vergrößert in Fig. 11.) *G* Gefäßbündel, *Sch* Scheitelzelle, *I* Interzellularen. Die gestrichelte Linie stellt die untere Grenze von Fig. 11 dar. Vergr. 42.

Ich will nun die Vorgänge am Stammscheitel beschreiben. Aufschluß über die Gestalt der Scheitelzelle erhalten wir auf einem ungefähr horizontalen Längsschnitt, der ja wegen der Aufkrümmung des Stammes die Scheitelregion quer trifft. Da der Grad der Aufkrümmung für die verschiedenen Scheitel ganz verschieden ist, und sich in keinem Fall makroskopisch feststellen läßt, weil die Seitenorgane der jungen Knoten und die Haare ihn decken, so muß es dem Zufall überlassen

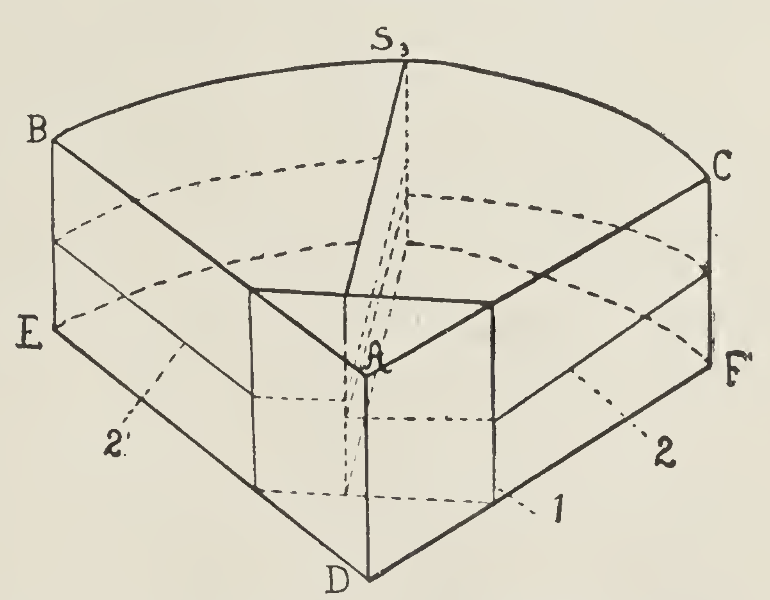


Fig. 2. Schema für die Aufteilung eines Stammsegments, Typus 3. (Erklärung im Text.)

bleiben, daß man den gewünschten Schnitt erhält. Die Scheitelzelle hat in der Aufsicht die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks, ist also dreischneidig. Ihre körperliche Gestalt ist die einer dreiseitigen Pyramide mit gewölbter Grundfläche. Ihre Lage ist so, daß eine plane Fläche dem Boden zugekehrt ist, und die dieser Fläche gegenüberliegende Kante in die Mediane der dorsalen Seite fällt. Der Winkel, unter dem je zwei Kanten der Pyramidenspitze gegeneinander geneigt sind, beträgt bei Marsilia 50—70°. Bei Pilularia ist er meist etwas kleiner.

In der Scheitelzelle entstehen durch ebene Wände, die abwechselnd parallel den drei Seitenflächen der Pyramide, der unteren und den beiden seitlichen, eingeschaltet werden, keilförmige Segmente. Die der Scheitelzelle zugekehrte dreieckige Fläche sei die obere (Fig. 2, ABC), die abgekehrte die untere Grundfläche (Fig. 2, DEF), die beiden seitlichen mögen Seitenflächen, und die Gerade, in der sie sich schneiden (Fig. 2, AD), die Innenkante des Segments genannt werden. Nach der Abgliederung vergrößert sich jedes Segment und schreitet bald zur Zerlegung in Zellen, während die Scheitelzelle zu ihrem ursprünglichen Volumen heranwächst und sich von neuem teilt.

2. Die Zerlegung der Segmente in Zellen.

Die Art der Aufteilung innerhalb der einzelnen Segmente ist im großen ganzen dieselbe für die lateralen und die ventralen Segmente. Diese, die wegen der Krümmung der Achse länger sind, schieben nur einige Querwände mehr ein (Fig. 11, Wand *a*, *b*, *c*, Segment XI).

Um die ziemlich verwickelten Verhältnisse, die schon bei der Ausbildung der ersten Wände auftreten, klarzulegen, verweise ich auf die schematischen Figuren 2—4. Figur 2 zeigt, daß nach einigen Aufteilungen das Segment aus einer zentralen und vier paarweise neben- und übereinander liegenden Zellen besteht. Dieser Zustand kann auf verschiedene Weisen erreicht werden.

1. Typus: Figur 3*a* und *b*. Die zuerst aufgetretene Wand ist die Sextantwand (s_1). Sie verläuft von der Mitte der Außenwand bogenförmig zur einen Seitenwand; das Segment besteht aus zwei nebeneinander liegenden, ungleich großen Zellen (Fig. 3*a*). Von der größeren schneidet die nun folgende Wand 1 eine zentrale Zelle ab. Das Segment besteht nunmehr aus einer zentralen und zwei gleichgroßen peripheren Zellen. In diesen erfolgt durch Wand 2 und 2′, die den Grundflächen parallel verlaufen, eine Aufteilung in zwei Etagen.

Wand 1 kann auch folgenden Verlauf haben (Fig. 3*b*): In der größeren der durch die Sextantwand gebildeten Zellen tritt eine Bogen-

wand 1 auf, und auf sie stößt Wand 1′, wodurch wiederum eine zentrale Zelle gebildet ist. Gleichzeitig hat aber Wand 1 die ursprünglich größere Zelle in zwei Etagen zerlegt. In der ursprünglich kleineren erfolgt derselbe Vorgang durch Wand 2′, die wie in Figur 2 *a* verläuft.

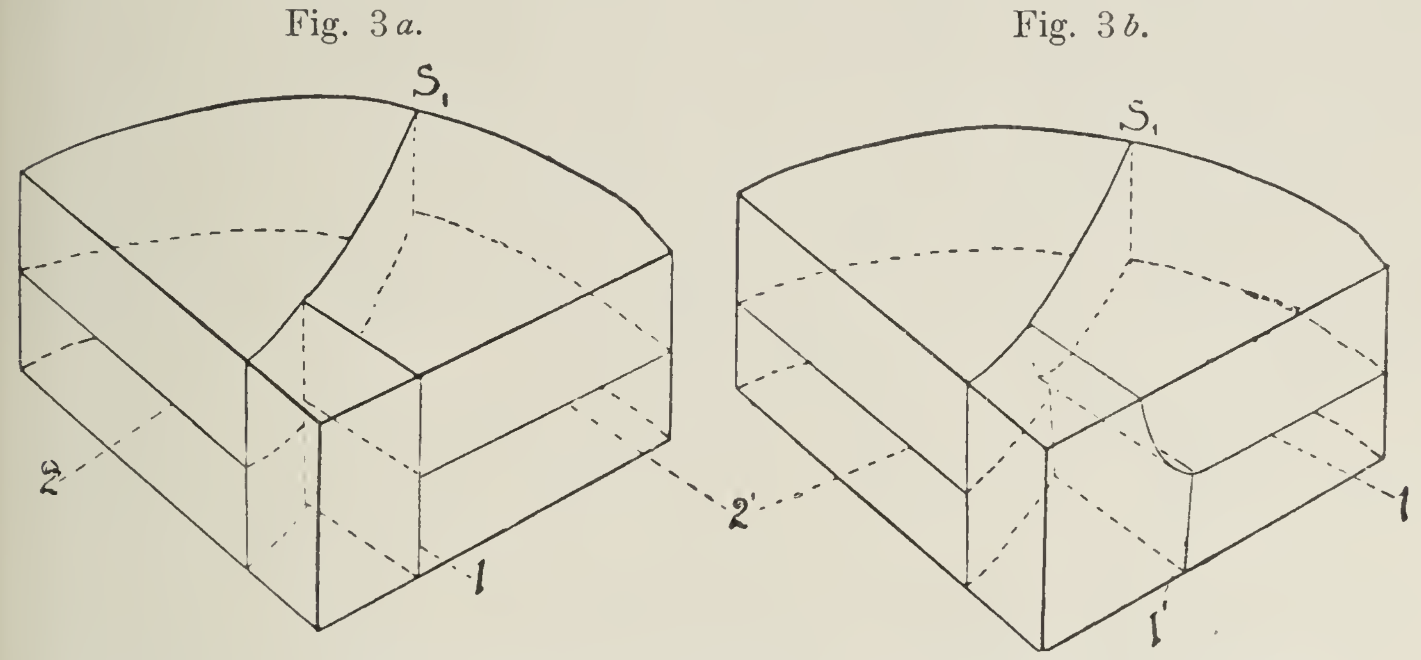


Fig. 3 *a* u. *b*. Schema für die Aufteilung eines Stammsegments, Typus 1. (Erklärung im Text.)

2. Typus: Figur 4 *a* und *b*. Die ersten Teilungswände sind gegenüber denen des Typus 1 um 90° gedreht.

Figur 4 *a*. Die zuerst auftretende Wand s_2 schneidet senkrecht zur Wand s_1 der Figur 3 *a* ein. Das Segment besteht aus zwei über-

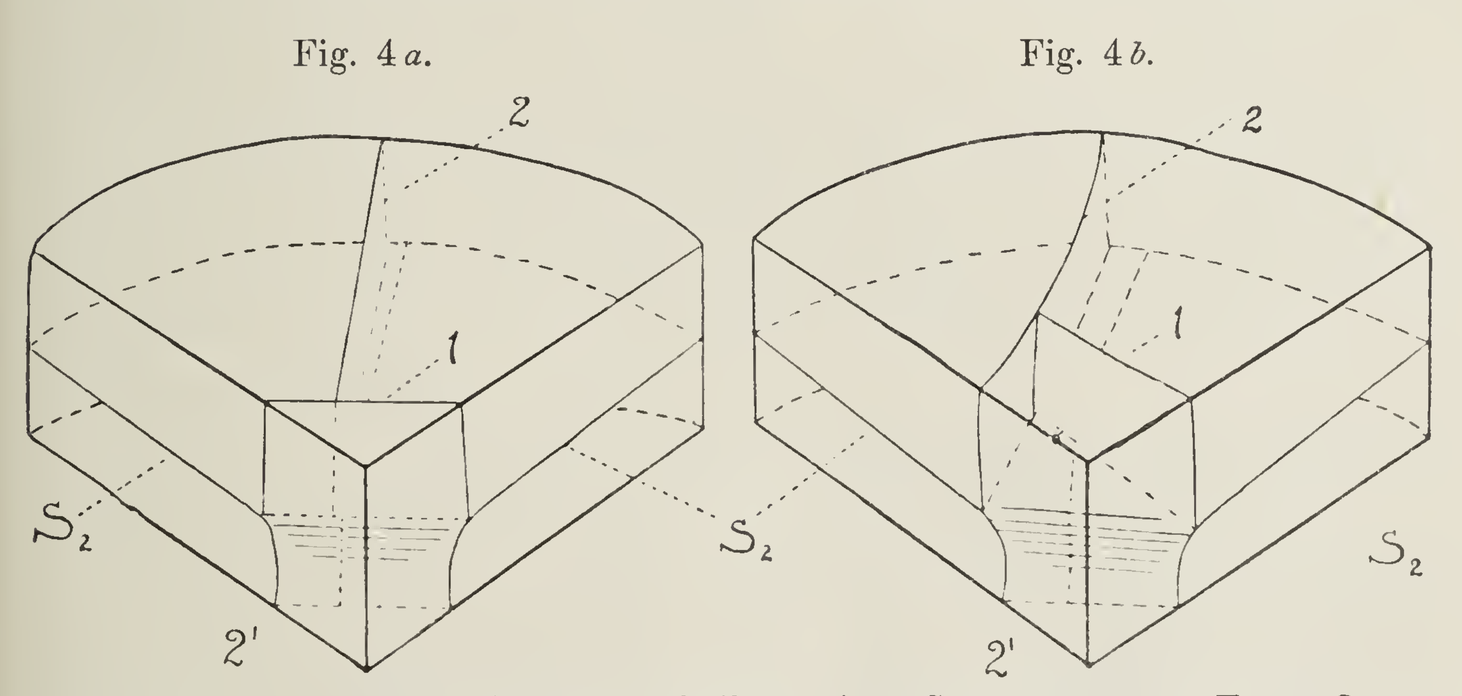


Fig. 4 *a* u. *b*. Schema für die Aufteilung eines Stammsegments, Typus 2. (Erklärung im Text.)

einander liegenden ungleich großen Zellen. Aus der größeren werden durch Wand 1 eine zentrale und eine periphere Zelle gebildet. Durch Wand 2 und 2′, die senkrecht zu den ebenso bezeichneten der Figur 3 *a* verlaufen, wird der in Figur 2 angegebene Zustand hergestellt.

Figur 4*b* zeigt, daß bei der Abgrenzung der zentralen Zelle in der größeren Zelle die Teilungen in einer der Figur 3*b* entsprechenden Weise verlaufen können.

3. Typus: Die Figur 2 stellt einen dritten Typus dar. Er ist gekennzeichnet durch das Fehlen der Sextantwand. Die zuerst abgeschnittene Zelle ist die Zentrale. Die Aufteilungen in den peripheren Zellen erfolgen durch drei Wände (s_3, 2, 2′).

Es kann noch der der Fall eintreten, daß das Segment durch eine der Grundfläche parallele Wand in zwei gleiche übereinander liegende Zellen geteilt wird. Jede Hälfte verhält sich bei ihren weiteren Aufteilungen wie ein selbständiges Segment.

Die weiteren Teilungen vollziehen sich zunächst in den peripheren Zellen. Sie zerfallen in vier Etagen. Jede Etage wird durch die Sextantwand oder die ihr entsprechende, in zwei nebeneinander liegende Hälften zerlegt. Wand 3, 4 und 5 teilen jede Hälfte in fünf Zellen (Fig. 9), so daß eine Etage aus 10 Zellen besteht. Im Verlauf der Wände 3—6 treten dieselben Unterschiede in der zeitlichen Aufeinanderfolge und in der Anordnung auf, wie sie im Typus 1—3 für die zuerst auftretenden Wände beschrieben wurden. (Vgl. Fig. 7—13.)

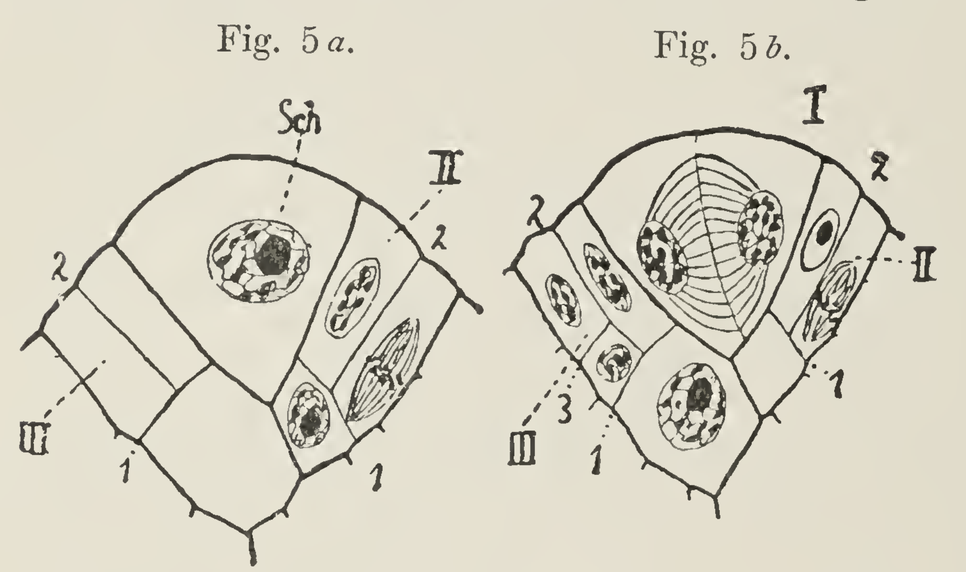


Fig. 5*a* u. *b*. Marsilia quadrifolia. Transversaler Längsschnitt. *a* bei hoher, *b* bei tiefer Einstellung. *Sch* Scheitelzelle; *I*, *II*, *III* = 1., 2., 3. Segment; *1* Wand (3. Segm.) nach Typus 1 oder 3. Geht die Teilung nach Typus 1, so kann sie als s_1, oder als 1 (Fig. 3*a*) bezeichnet werden. Durch Wand 2 erfolgt die Zerlegung in zwei Etagen. Vergr. 583.

Bevor ich zum Beweis dieser Ansichten durch die nach Präparaten angefertigten Zeichnungen schreite, mache ich darauf aufmerksam, daß an einem Schnitt, sei er nun längs oder quer, in keinem Falle etwas über den räumlichen Verlauf der Wände ausgesagt werden kann. Figur 3*a* und *b* stimmen in der Aufsicht unter sich und mit Figur 4*b* völlig überein. Die Längsschnitte, in denen der Wandverlauf im großen ganzen so ist, wie er auf den Seitenflächen der Figuren 2—4 zum Ausdruck kommt, zeigen oft dieselben Bilder, wie man sich leicht durch Vergleich der Figuren 2 mit 3*a* und *b* überzeugen kann. Im Zusammenhang damit weise ich darauf hin, daß die Bezeichnungsweise der Wände

bei den Figuren 5—13 und 18 eine mehr oder weniger willkürliche ist. Es ist eben nicht zu entscheiden, ob z. B. einer Wand nach den schematischen Figuren die Bezeichnung s oder 1 oder 1′ zukommt.

Um mediane Schnitte durch die Achse zu erhalten, kann man wegen der Aufkrümmung auf zwei Weisen verfahren. Man kann zunächst die Achse parallel zur Symmetrieebene, die vertikal steht, in Schnitte zerlegen (Fig. 1, 11 und 13) [vertikaler Längsschnitt]. Schneidet man senkrecht zu dieser Richtung in den jungen aufgekrümmten Teil der Achse, so trifft man — von der ventralen zur dorsalen Seite fortschreitend — zuerst das ventrale und schließlich die beiden dorsalen Segmente [transversaler Längsschnitt].

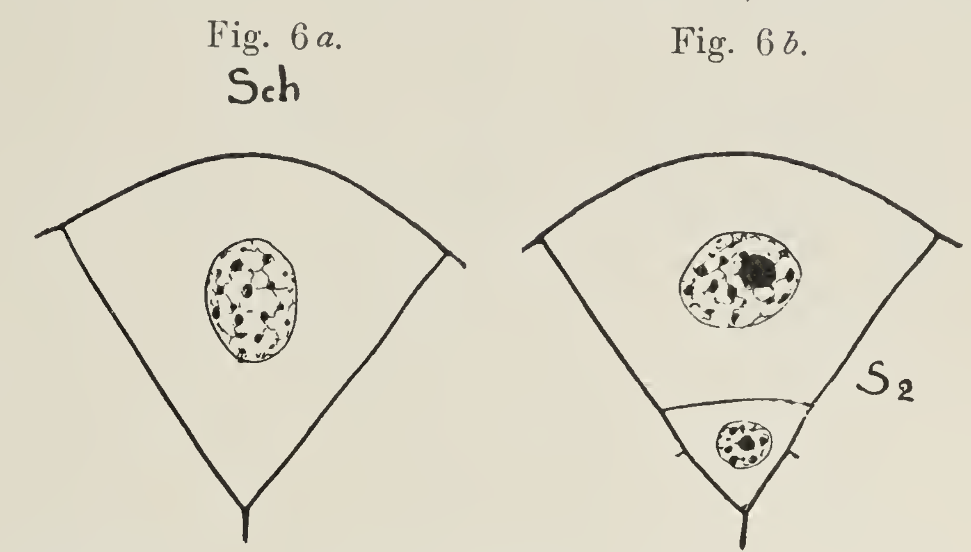


Fig. 6 *a* u. *b*. Marsilia quadrifolia. Transversaler Längsschnitt. *a* bei tiefer, *b* bei hoher Einstellung. Bildung der ersten Wand s_2 nach Typus 2. Vergr. 583.

Der Winkel, den die Seitenflächen eines eben abgeschnittenen Segmentes miteinander bilden, ist naturgemäß so groß, wie der zwischen den entsprechenden Flächen der Scheitelzelle und beträgt 50—70°. Nachdem das Segment etwas herangewachsen ist, schreitet es zur ersten Teilung, die nach einem der oben beschriebenen Typen verläuft. Der Unterschied zwischen den schematischen Figuren und den dargestellten Objekten besteht lediglich darin, daß in ihnen hier und da schon weitere, sekundäre Teilungen aufgetreten sind, die im Schema nicht mit berücksichtigt wurden. Die Bezeichnungsweise der Wände ist dieselbe für die Figuren und die daraus abgeleiteten Schemata. Man vergleiche an ihrer Hand die Querschnitte bzw. Aufsichten (Figuren 5—10), mit den Längsschnitten (Figuren 11—13). Es lassen sich dann die oben geschilderten Verhältnisse verfolgen.

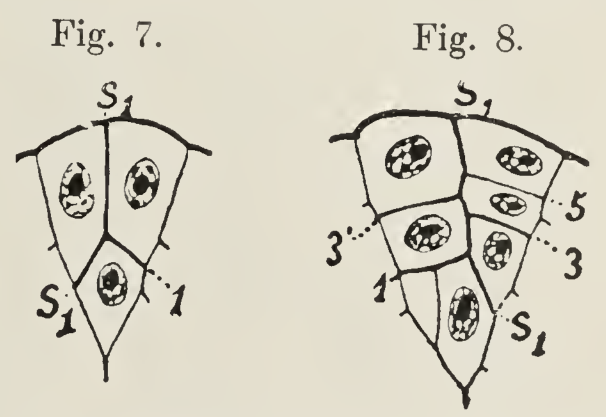


Fig. 7. Pilularia globulifera. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. Die zentrale Zelle wird abgeschnitten durch Wand 1. s_1, s_1 Sextantwand (Typus 1). Vergr. 583.

Fig. 8. Pilularia globulifera. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. s_1, s_1 Sextantwand (Typus 1), 3, 3_1 Pleromwand. Vergr. 583.

Wenn das in Schema Figur 2 dargestellte Stadium erreicht ist (Fig. 11, Segment IV), hat sich das Segment fast noch nicht verbreitert.

Figur 9 zeigt noch einen Winkel von etwa 50°. Bald wachsen jedoch die Zellen heran, und in Figur 10 erkennt man, daß das Segment bereits den Umfang eines Drittelkreises erreicht hat.

Fig. 9a. Fig. 9b.

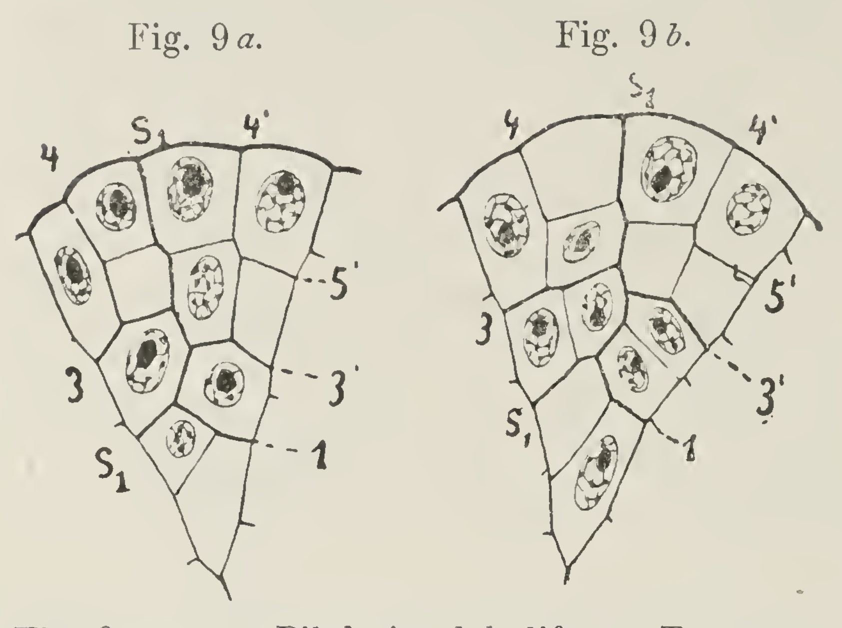


Fig. 9a u. b. Pilularia globulifera. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. Dasselbe Segment bei hoher (Fig. 9a) und tiefer (Fig. 9b) Einstellung. s_1, s_1 Sextantwand nach Typus 1. Vergr. 583.

Durch die Aufkrümmung ist eine Verschiedenheit in der Ausbildung der dorsalen und ventralen Segmente bedingt. Die dorsalen Segmente liegen mit einer Seitenfläche in der Region stärkster Krümmung. Diese Fläche ist dann entsprechend kürzer, wie die der ventralen Seite zugekehrte. Aus Figur 10 geht deutlich der Unterschied zwischen den beiden Kanten, in denen die dorsale und ventrale Fläche geschnitten sind, hervor. Figur 18 stellt ein ventrales Segment dar, und es ist dementsprechend keine Längenverschiedenheit der Kanten festzustellen.

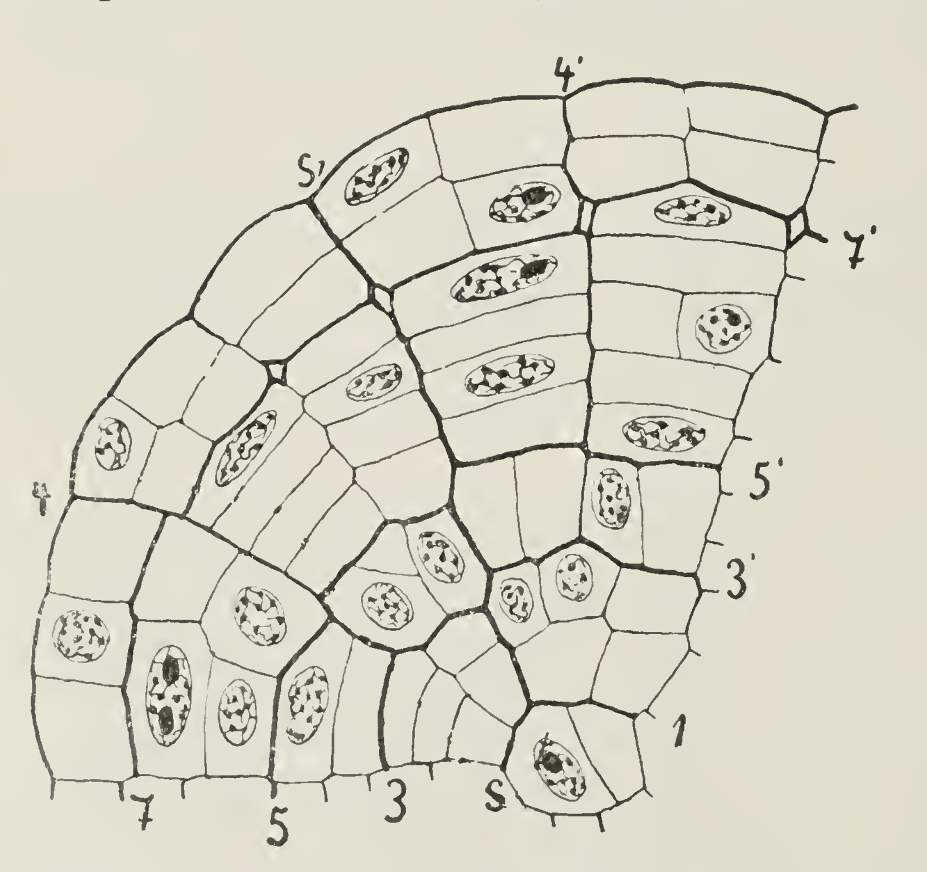


Fig. 10. Marsilia quadrifolia. Querschnitt durch die Achse. Zu beachten die zahlreichen sekundären Aufteilungen. Vergr. 583.

Auch die Längsansicht (Fig. 11) zeigt, daß die Zickzacklinie, in der sich die Segmente berühren, nach der Rückenseite zu verschoben ist.

3. Die Begrenzung und Ausbildung der Gewebe.

Bevor ich zur Schilderung der Vorgänge schreite, die zur Begrenzung und Ausbildung der Gewebe führen, will ich kurz ihre allgemeine Anordnung im ausgebildeten Stamm besprechen (Potonié 1887, Russow 1872). An die Epidermis grenzen mehrere Schichten Rindenparenchym. Darauf folgen 20—30 mehr oder weniger große Inter-

zellularen (bei den von mir untersuchten Landformen durchweg sehr klein), die mit ebensovielen radialen Trägern[1]) abwechseln. Dann kommen viele Schichten stark verdickter, oft stärkehaltiger Zellen, die durch eine Endodermis gegen das konzentrische Gefäßbündel abgegrenzt



Fig. 11. Marsilia quadrifolia. Vergleiche mit Fig. 1. Vertikaler medianer Längsschnitt. Zu beachten die Aufteilungen nach Kombinationen von Typus 1 bis 3. — *a, b, c* Segment XI, Erklärung im Text. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den vorhergehenden Figuren. *tr* Haar. Vergr. 466.

1) Als Träger bezeichne ich der Kürze des Ausdrucks wegen die zwischen den Interzellularen befindlichen Parenchymlamellen, die zur Aussteifung der Rinde dienen, aber selbstverständlich mit den I-Trägern des mechanischen Systems in biegungsfesten Organen nicht zu verwechseln sind.

sind. Dieses besteht aus zwei konzentrischen Leptomringen, die einen ebenfalls konzentrischen — an den Stellen, wo keine Seitenorgane ansetzen, völlig herumlaufenden — Ring aus Hadromelementen einschließen. Innerhalb des inneren Leptomringes liegt, abermals von einer Endodermis, der inneren Endodermis, umgeben, ein massiver Zylinder gestreckter, oft verdickter Elemente, das Mark.

Der erste Schritt zur Bildung eines inneren Zellkomplexes geschah durch die Bildung der zentralen Zelle (Fig. 5—9; Längsschnitte Fig.

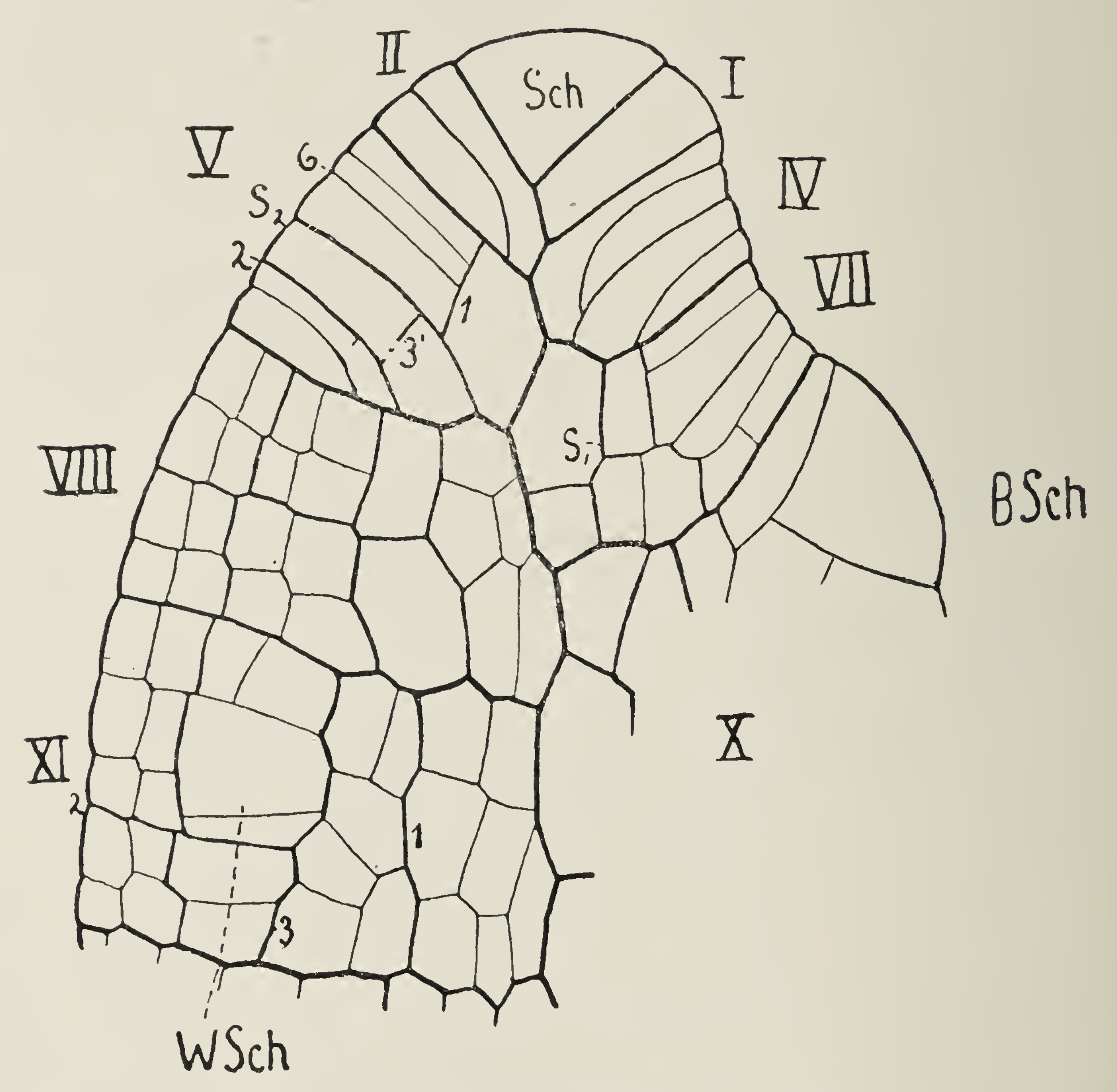


Fig. 12. Marsilia strigosa. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. Bezeichnungen wie in Fig. 11 u. 13. Vergr. 466.

11—13). Diese Längsschnitte lassen erkennen, daß damit das Mark abgegrenzt ist (Wände 1, 1′, *ss*). An denselben Schnitten und an dem Querschnitt (Fig. 18) sieht man, daß die Wände 3, 3′ die Grenze für das äußere, das Gefäßbündel liefernde, Plerom bilden. Die Mutterzelle für die Epidermis und die ihr anliegenden Zellen wird relativ spät durch Wand 7 (Fig. 10—13 und 18) abgegliedert, während die primäre Rinde mit den radialen Trägern von den durch Wand 5 (s. dieselben Figuren) gebildeten beiden Zellen geliefert wurde.

Es treten nunmehr zahlreiche weitere Teilungen auf, die außen ungefähr kubische Zellen erzeugen. Die äußersten bilden die Epidermis. Die Epidermiszellen gliedern durch eigenartige Wände die Haarmutterzellen ab, ganz in derselben Weise, wie es Johnson (1898) für das Blatt beschrieben hat.

Die primäre Rinde erzeugt in ihrer innerstən Schicht die Endodermis; es läßt sich dies an den Schnitten Figur 12, 13 und 18 erkennen, wo die Wurzelmutterzelle außerhalb und angelehnt der Pleromwand liegt. Bekanntlich gehen ja bei den Gefäßkryptogamen die Wurzeln aus der Endodermis hervor. Die an die Endodermis nach außen anschließenden Schichten werden — wie schon bemerkt wurde — stark verdickt. Die äußersten Schichten liefern die radialen Träger durch Einschieben zahlreicher perikliner Wände. Die Interzellularen entstehen in der von Johnson für das Blatt beschriebenen Weise.

Das Plerom spaltet sich in zahlreiche Zellen auf. Auf dem Längsschnitt (Fig. 11) zeigt es sich, daß seine Elemente eine starke Streckung in der Längsrichtung erfahren. Die Art der Anlage von Protohadrom und Protoleptom wurde zuerst von Russow (1872) festgestellt.

Zweiter Teil.

Die Entstehung und Ausbildung der Seitenorgane.

1. Das Blatt.

Die Entstehung und Ausbildung der Blätter ist besonders in zwei Arbeiten von Johnson (Pilularia 1898, Marsilia 1898) ausführlich geschildert worden, und auch bei v. Hanstein finden sich Angaben darüber. Meine Beobachtungen stimmen mit denen von Johnson bis auf eine prinzipielle Abweichung, die Lage der Blattscheitelzelle am Stamm, überein, und ein Teil unserer Figuren deckt sich innerhalb der Grenzen der individuellen Abweichung völlig.

1. Die Anlage der Blattscheitelzelle.

Die Blätter entstehen aus den lateralen Segmenten. Es sollen nun die Teilungen in den Segmenten, die einem Blatt den Ursprung geben, geschildert werden.

Ich muß zunächst darauf eingehen, wie die Orientierung der Schnitte sein muß, um günstige Bilder zu liefern. Ein völlig medianer vertikaler Längsschnitt, wie ihn Fig. 11 zeigt, trifft keine Anlagen von Seitenorganen. Er geht auf der dorsalen Seite des Sprosses gerade durch die Grenze der beiden lateralen Segmente, und auf der ventralen

Seite schneidet er keine Wurzeln an, da die Anlagen dieser Organe — wie noch gezeigt werden wird — links oder rechts von der medianen Sextantwand des ventralen Segments entstehen. Weicht jedoch der Schnitt — wie das meist der Fall ist — etwas von der Medianen ab, so werden oft Anlagen von Blatt und Wurzel getroffen. Da sich in der Nähe des Scheitels die Segmentgrenzen und der Verlauf der ersten Teilungswände im Segment noch bestimmen lassen, so besteht die Möglichkeit, den Zusammenhang zwischen der Segmentierung und Blatt-

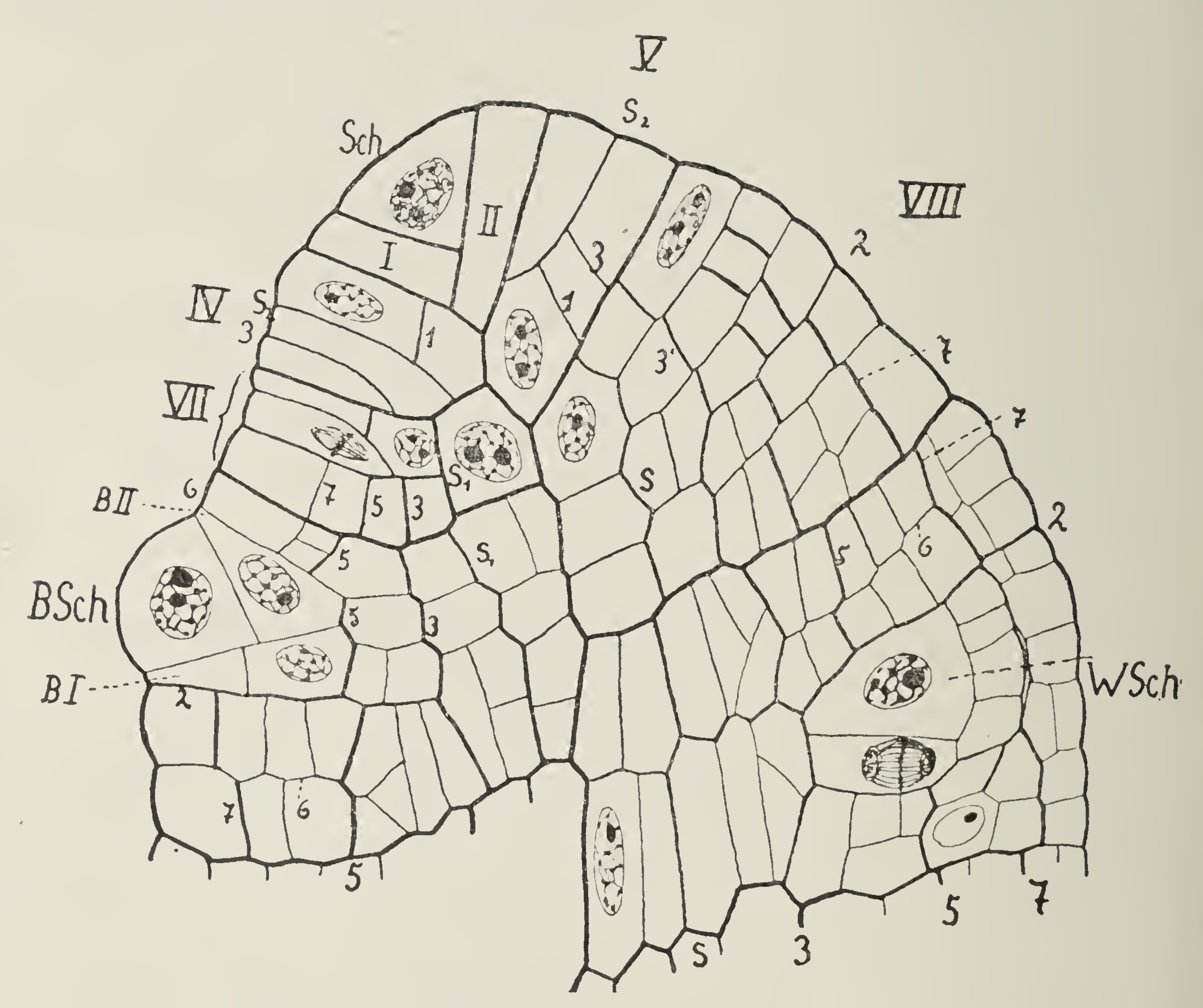


Fig. 13. Marsilia strigosa. Vertikaler Längsschnitt durch die Achse. Nicht völlig median. *BSch* Blattscheitelzelle; *B I*, *B II* Blattsegmente 1 und 2; *WSch* Wurzelscheitelzelle. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 466.

stellung festzustellen. Die Fig. 13 stellt einen Längsschnitt dar, der Blatt- und Wurzelanlagen getroffen hat.

Es gibt aber noch einen anderen brauchbaren Weg, sich über den Ort der Blattanlagen Klarheit zu verschaffen. Man stellt transversale Längsschnitte durch die aufgekrümmte Region der Achse her, in der meist schon Blattanlagen vorhanden sind, indem man das Messer senkrecht zur Richtung der ausgebildeten Achse führt. Man trifft dann, von der ventralen zur dorsalen Seite fortschreitend, zuerst auf die An-

lagen der Wurzeln, und nachdem das ventrale Segment durchschnitten ist, erhält man Schnitte, die rechts und links die Anlagen junger Blätter zeigen.

Man sieht dann folgendes: Das Segment wird nach einer der oben beschriebenen Teilungsweisen zerlegt, bis der in Fig. 2 dargestellte Zustand erreicht ist. Wand 6 (Fig. 13) bildet aus jeder Etage zwei, so daß vier übereinander liegende Zellen vorhanden sind. Nachdem noch Wand 5 aufgetreten ist, und außerdem schon zahlreiche sekundäre Teilungen stattgefunden haben, schreitet eine der zwei mittleren Etagen direkt zur Bildung der Blattscheitelzelle, durch abwechselnd gegen den Scheitel und die Basis geneigte Wände. In Fig. 13 ist es die obere der mittleren Etagen, in zahlreichen anderen Fällen, von denen keiner abgebildet ist, die untere. Dieser Vorgang vollzieht sich immer in der dorsalen Hälfte des Segments. Die Scheitelzelle ist zweischneidig. Es bestätigen sich also die Angaben von Meunier (1887) und Johnson (1898), entgegen denen von Campbell (1893), der für das Blatt eine dreischneidige Scheitelzelle angibt.

Auf Längsschnitten durch den Stammscheitel sieht man, daß die Längsachse der Grundfläche der Blattscheitelzelle quer zur Längsrichtung des Stammes liegt. Diese Angaben widersprechen denen von Bower (1884) und Johnson (1898). Es kann jedoch nach meinen zahlreichen Präparaten kein Zweifel sein, daß die Lagerung so ist, wie oben angegeben wurde.

Das junge Blatt wächst dadurch, daß von der Scheitelzelle abwechselnd nach dem Scheitel und der Basis des Sprosses Segmente abgeschnitten werden, die sich strecken. Alsbald wölbt es sich als kleiner Höcker über das umgebende Gewebe empor. Das Wachstum schreitet relativ schneller fort als das des Stammscheitels, und bald ragt das kleine konische Organ über den Stammscheitel hinaus. Dabei vollzieht sich das Wachstum nicht in einer Ebene, sondern es treten Drehungen auf, und nachdem die Einrollung an der Spitze begonnen hat, bekommt man auf einem Querschnitt durch den Stamm ein Bild, wie es Johnson in seiner Figur 24 (Marsilia) darstellt, und wonach es den Anschein hat, als ob die Längsachse der Grundfläche der Blattscheitelzelle in der Richtung des Stammes liege.

2. Die Zerlegung der Segmente in Zellen.

Über die Zerlegung der Segmente in Zellen liegen eingehende Beobachtungen von Johnson vor (1898, Pilularia und Marsilia), die ich bestätigen kann. Eine unwesentliche Abweichung ergab sich nur

beim Marsiliablatt. Ich glaube jedoch, das dies lediglich davon herrührt, daß Johnson Wasserblätter und ich Luftblätter untersuchte.

Ich muß ganz kurz auf die Art und Weise der Aufteilung eingehen, um die von mir beobachteten Abweichungen beschreiben zu können. Ich halte mich dabei an die Arbeiten von Johnson, und verweise auf sie betreffs der Einzelheiten, die dort sehr genau beschrieben sind.

Die nach rechts und links abgeschnittenen, im Querschnitt halbkreisförmigen Segmente treffen sich in einer Zickzacklinie, die Johnson „median wall" (Fig. 14 *mw*) nennt. Von dieser ausgehend erfolgt die weitere Zerlegung in der Weise, daß in den einzelnen Segmenten die „sections" von Johnson abgeschnitten werden. Die erste „section" ist dabei doppelt so groß wie die folgenden.

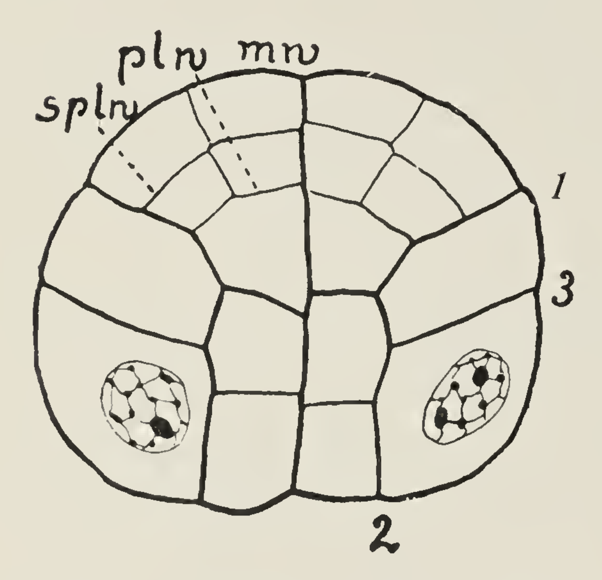


Fig. 14. Marsilia diffusa. Querschnitt durch ein junges Blatt. Bezeichnungen nach Johnson: *mw* median wall; *plw* plerom wall; *splw* secundary-plerom wall. Vergr. 583.

Im Blatt von Pilularia treten drei solcher Wände auf, und das ganze Segment ist damit in vier Teile zerlegt. In der „section" 1 tritt eine nochmalige Aufspaltung ein, und jeder der so entstandenen fünf Abschnitte liefert — nachdem durch perikline Wände Plerom und Dermatogen abgetrennt sind — einen radialen Träger. Das ausgebildete Blatt von Pilularia zeigt also zweimal fünf radiale Träger (Fig. 6—8 von Johnson. Pilularia).

Im Blatt von Marsilia treten außer den oben beschriebenen drei „section" Wänden nach Johnson noch zwei weitere auf, bevor die Marginalzelle durch eine perikline Wand zerlegt wird, so daß dem ausgebildeten Blatt 14 radiale Träger zukommen. Ein anderer Unterschied gegenüber Pilularia besteht darin, daß die erste in der „section" 1 auftretende Wand (Fig. 14 *plw*) nicht die Grenze für das Plerom bildet, sondern daß erst eine zweite perikline Wand (Fig. 14 u. 15 *splw*) diese Grenze darstellt. Diese Beobachtung konnte ich bestätigen (vgl. Fig. 7—10 von Johnson. Marsilia.).

Der Unterschied, den ich fand, besteht nun darin, daß bei den von mir untersuchten Marsilien außer den von Johnson beobachteten fünf „section" Wänden immer noch zwei weitere auftraten, so daß die Zahl der radialen Träger 18 betrug. Im übrigen können in diesen Trägern sekundär noch Aufspaltungen stattfinden (Fig. 10, Johnson. Marsilia), so daß eine größere Anzahl entsteht.

Es galt noch festzustellen, wodurch die Einrollung des Blattes zustande kommt. Sie hat dieselbe Ursache, wie die Aufkrümmung des Stammes. Es findet auf der Seite, wo die „section“ 1 liegt, ein

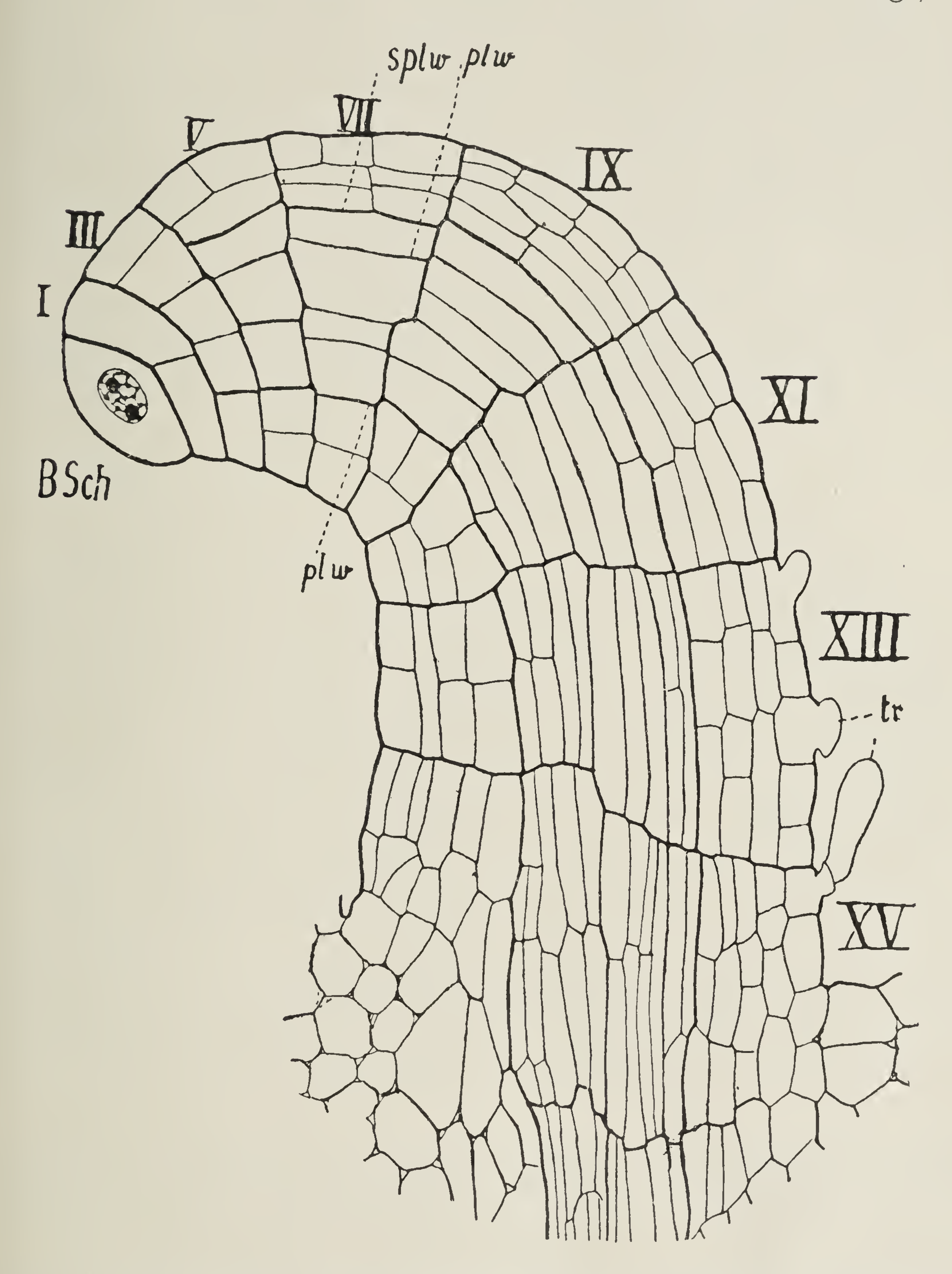


Fig. 15. Marsilia diffusa. Längsschnitt durch das Blatt parallel der „median wall“. *tr* Haar. Sonstige Bezeichnungen wie vorher. Zu beachten, daß auf der dorsalen Seite bedeutend mehr Wände, als auf der ventralen gebildet werden. Vergr. 466.

stärkeres Längenwachstum statt, im Verlauf dessen in horizontaler Richtung einige Wände mehr eingeschoben werden.

3. Die Spreitenbildung.

Die Frage nach der Art der Spreitenbildung ist im Prinzip durch die Arbeiten von v. Hanstein (1865), A. Braun (1870) und Johnson (Marsilia 1898) gelöst. Ein wichtiger Punkt, der in diesen Arbeiten diskutiert, aber in keiner gelöst wurde, ist der nach dem Schicksal der Blattscheitelzelle. Johnson spricht zwar die Vermutung aus, daß sie durch eine perikline Wand aufgeteilt werde, sich also verhalte, wie die Scheitelzelle des Sporokarps, aber es gelang ihm nicht, Präparate davon zu erhalten. Meine Figur 16 stellt einen Schnitt dar, der erkennen läßt, daß Johnson mit seinen Vermutungen Recht hat.

Im einzelnen vollzieht sich der Vorgang der Spreitenbildung so, daß in den Segmenten der Blattanlage, die zur Spreitenbildung schreiten,

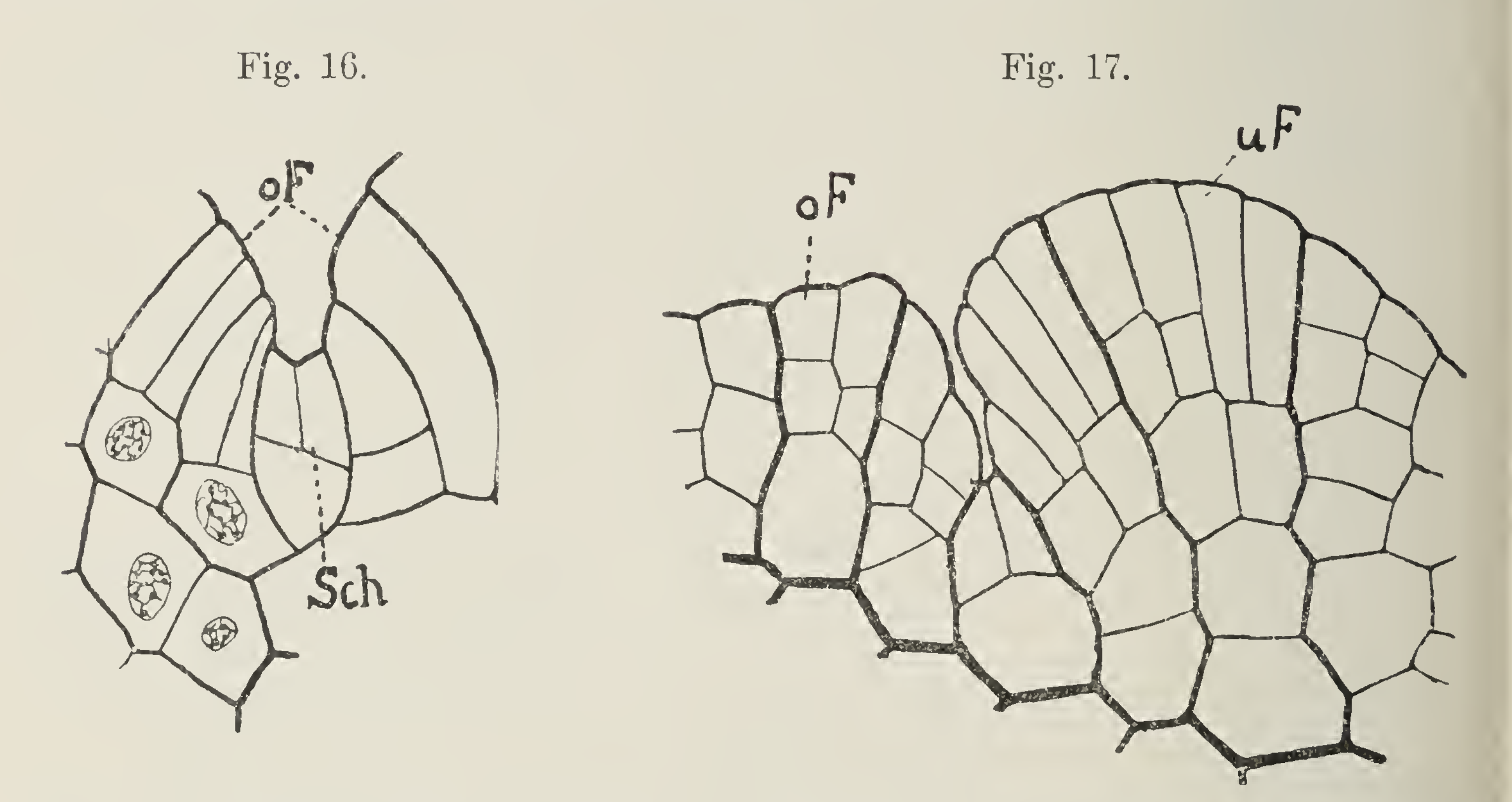


Fig. 16. Marsilia spec.? Aufsicht auf das obere Fiederpaar (*oF*). *Sch* Scheitelzelle des Blattes (aufgeteilt). Vergr. 583.

Fig. 17. Marsilia hirsuta. Aufsicht auf zwei Fiederpaare. *uF* untere Fieder, *oF* obere Fieder. Vergr. 583.

„section" 7 nicht durch eine perikline Wand aufgeteilt wird, sondern fortfährt, abwechselnd parallel den älteren „section" Wänden Wände einzuschieben (Fig. 20 u. 21 Johnson, Marsilia, Querschnitte). In der Aufsicht auf die Fläche der jungen Spreite kann man die Anzahl der Segmente feststellen, die an der Spreitenbildung beteiligt sind, und außerdem das abwechselnde Auftreten perikliner und antikliner Wände sehen, durch deren Tätigkeit die fächerartige Verbreiterung der Spreite zustande kommt. Nachdem auf diese Weise das ältere, untere Fiederpaar gebildet ist, wird beiderseits ein Segment übersprungen, und in

den scheitelwärts folgenden Segmenten vollziehen sich dieselben Erscheinungen, wie die, welche zur Bildung des unteren Fiederpaares geführt haben. Im Verhalten der Blattscheitelzelle ist zu dieser Zeit eine Änderung noch nicht eingetreten. Sie liegt in einer tiefen Bucht zwischen den sich vorwölbenden beiden oberen Fiedern. Erst jetzt tritt eine perikline Wand auf, womit die Tätigkeit der Scheitelzelle beendet ist. Die äußere der beiden Tochterzellen wird dann median antiklin halbiert (Fig. 16). Bei Pilularia war in Blättern, die schon zwei Spiralwindungen ausgeführt hatten, noch keine Aufteilung der Scheitelzelle zu beobachten.

Wie schon oben bemerkt wurde, erfolgt die Vergrößerung der Fiedern durch das abwechselnde Auftreten perikliner und antikliner Wände (Fig. 17). Johnson's Figuren 20 und 21 (Marsilia) lassen außerdem erkennen, daß in der Abgrenzung der Gewebe ein Unterschied zwischen Fieder und Blattstiel vorhanden ist, insofern als in der Fieder die die Rindenschichten abgrenzenden Wand zuerst auftritt.

Jedes Fiedersegment liefert drei Schichten nach oben und nach unten. Aus den inneren Schichten werden kleinere oder größere Gefäßbündel, aus den mittleren auf der Oberseite durch einmalige Teilung die langen schlauchförmigen Pallisaden und eine Lage von Sammelzellen; auf der Unterseite erfährt die mittlere Schicht ebenfalls eine Teilung und liefert zwei Schichten Schwammparenchym. Die Epidermis ist auf ihrer Ober- und Unterseite mit zahlreichen eingesenkten Spaltöffnungen versehen, deren Mutterzellen durch bogige Wände von den betreffenden Protodermzellen abgegliedert werden. Zwischen der Epidermis und dem unter ihr liegenden Gewebe bilden sich kleinere, im Assimilationsgewebe größere Interzellularen. Die Lage der Gefäßbündel steht nicht in bestimmter Beziehung zur Lage der Segmente. Die Bündel verzweigen sich dichotom, jedoch so, daß der eine Ast mehr oder weniger gefördert wird.

Die Blattfiedern sind so angeordnet, daß das obere jüngere Paar einen kleineren Divergenzwinkel besitzt als das ältere untere. Daher hüllen die unteren Fieder die oberen ein.

II. Der Seitenzweig.

Die Anlage eines Seitenzweiges erfolgt in derselben Höhe der Achse wie die des zugehörigen Blattes, jedoch erst, nachdem das Blatt schon einige Segmente gebildet hat. Es war sehr schwierig, einen

Schnitt zu erzielen, der in diesem Stadium die Segmentgrenzen noch erkennen ließ. Es gelang nicht, auf einem Längsschnitt die Verhältnisse klarzulegen. An Querschnitten erkennt man, daß je ein Blatt aus der dorsalen Hälfte eines lateralen Segments gebildet wird, während die ventrale den Seitenzweig liefert. Auf die Pleromwand der Achse setzt sich eine schief nach außen gehende Wand auf, und auf diese stoßen zwei weitere Wände, von denen durch den Schnitt nur eine getroffen werden kann. Damit ist die dreischneidige Scheitelzelle ausgebildet, und nach Einschiebung neuer Wände wölbt sich der junge Seitenzweig bald hervor. Er schreitet sehr früh zur Bildung einer Wurzel, und die zweite Wurzel, die an dem Knoten steht, gehört meist ihm an. Die Ausbildung der Segmente und der Seitenorgane am Seitenzweig ist dieselbe, wie

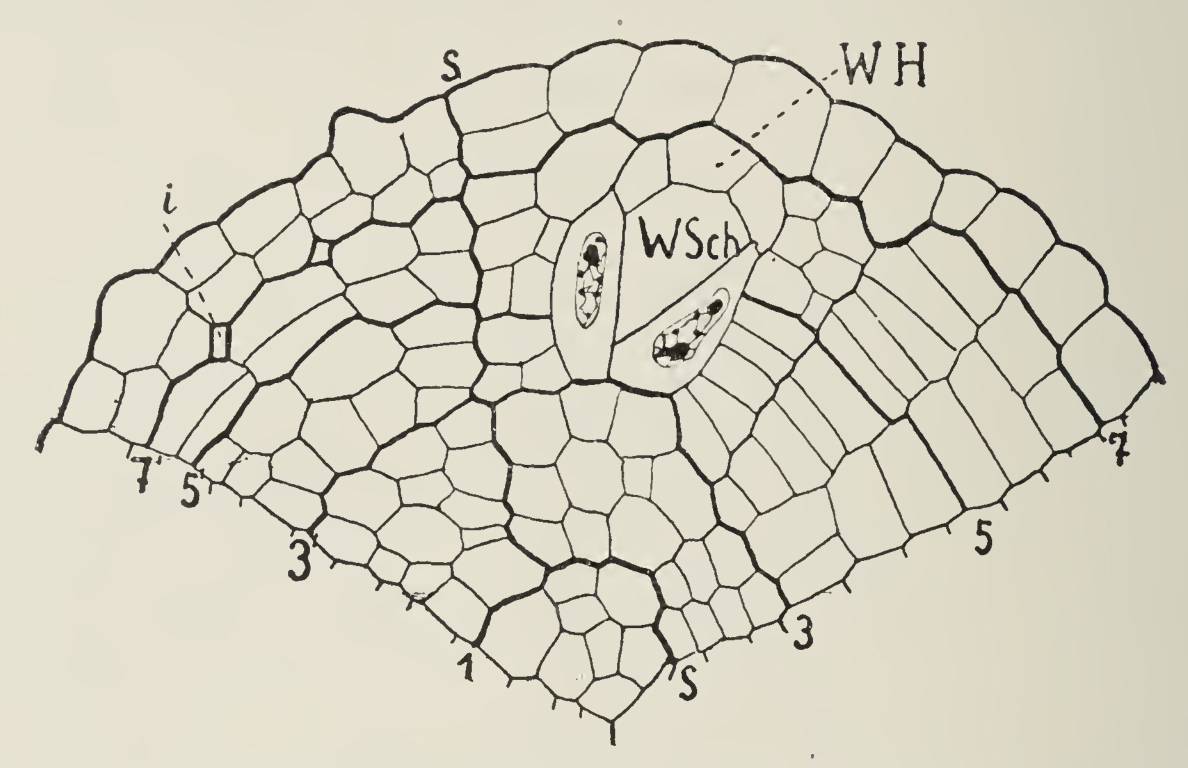


Fig. 18. Marsilia quadrifolia. Ältere Achse quer. *WSch* Wurzelscheitel, *WH* Wurzelhaube. Vergr. 466.

bei der Hauptachse. Das erste Blatt steht immer in der Achsel gegen den Sproßscheitel zu, so daß ein Seitensproß der linken Seite sein erstes Blatt rechts, einer der rechten Seite das seine links hat.

III. Die Wurzel.

1. Die Anlage der Wurzelscheitelzelle.

Führt man einen Schnitt so, daß er durch die aufgekrümmte Scheitelregion geht, so erblickt man die Außenflächen der ventralen Segmente, oder man erhält Schnitte parallel diesen Flächen. Die Wurzelanlagen stehen abwechselnd links und rechts von der die Außenfläche halbierenden Sextantwand.

Bevor ich zur Beschreibung der Teilungsvorgänge im einzelnen übergehe, verweise ich auf Fig. 18. Sie zeigt uns, daß zur Bildung der Wurzelmutterzelle ein geringerer Teil des Segmentquerschnittes verbraucht wird, als zur Blatt- und Seitenzweigbildung. Jedes dieser beiden Organe beanspruchte die Hälfte der Segmentbreite. Aus dem oben Gesagten geht außerdem hervor, daß die Wurzelmutterzelle in aufeinanderfolgenden Sproßsegmenten abwechselnd links und rechts von der das Segment halbierenden Sextantwand liegt. Außerdem kann die Wurzel oberhalb (Fig. 12, Segment XI) oder unterhalb (Fig. 13) der Wand 2 angelegt werden.

Die Teilungen der ventralen Segmente gehen so vor sich, daß zunächst der in Fig. 2 dargestellte Zustand erreicht wird. Es erfolgt dann (Fig. 13) eine weitere Aufteilung in vier Etagen (Wand 6), und es vollziehen sich die Abgrenzung von Plerom und Rinde, sowie weitere sekundäre Teilungen. Die Wurzel wird aus einer der zwei mittleren Etagen gebildet. In dieser unterbleibt an einer Stelle (Fig. 18) die Ausbildung von Wand 5. Diese Zelle ist die Wurzelmutterzelle. Es treten Teilungen in ihr auf, die direkt zur Bildung der dreischneidigen Scheitelzelle führen. Auf Wand 1 der Wurzelanlage (Fig. 13, 18) folgt eine zweite Wand und eine dritte in der Ebene der Zeichnung, und damit ist die Scheitelzelle gebildet. Sie schiebt abwechselnd parallel den drei Seitenflächen und der Basis Wände ein. Die nach der Basis zu abgeschnittenen bilden die Wurzelhaube, die seitlichen den Wurzelkörper. Die Segmente sind im allgemeinen nicht so stark aufgerichtet, wie die des Stammes, und man kann schon in verhältnismäßig jungen Stadien auf dem Querschnitt feststellen, daß je zwei Seitenflächen unter einem Winkel von 120° zusammenstoßen.

2. Die Zerlegung der Segmente in Zellen.

Hierüber haben schon Nägeli und Leitgeb (1858 und 1868) und Douliot und van Tieghem (1888) eingehende Beobachtungen veröffentlicht.

Die zuerst auftretende Wand ist die Sextantwand (Nägeli und Leitgeb [1868]). Dann wird die Rinde abgegrenzt, wie schon van Tieghem und Douliot (1888) entgegen Nägeli und Leitgeb (1868) feststellten. Diese beiden Forscher nahmen an, es werde zuerst die Pleromwand gebildet. Die Bildung dieser Wand erfolgt aber erst an zweiter Stelle. Im ausgebildeten Zustand besteht die Epidermis aus einer Lage; auf sie folgt noch eine Schicht. Dann kommen die radialen

Träger, die mit der gleichen Zahl großer Interzellularen abwechseln, und schließlich die übrigen Rindenlagen mit ihrer innersten Schicht, der Endodermis. Sie besteht auf dem Querschnitt aus 10 Zellen, von denen zwei einander gegenüberliegende die übrigen an Größe bedeutend übertreffen. Es sind die Mutterzellen für die Seitenwurzeln (rhizogene Zellen). Jeder Endodermiszelle entspricht ein radialer Träger, den Mutterzellen der Seitenwurzeln deren zwei, so daß die Gesamtzahl der Träger sich auf 12 beläuft.

Die Ausbildung des Gefäßbündels erfolgt in einfachster Weise durch einige antikline und perikline Wände. Die ersten Hadromelemente entstehen in den Sextanten, die auch die rhizogenen Zellen liefern, die Leptomelemente in den übrigen Sextanten.

Die junge Wurzel bleibt in einer Tasche, gebildet von der Epidermis des Stammes, eingeschlossen. Schließlich werden diese Schichten zerrissen, und sie tritt aus dem Gewebe der Achse heraus. Sie spreizt nicht immer unter einem Winkel von 90° von ihr ab; meist wurde beobachtet, daß sie sich in der Längsrichtung der Achse gegen den Stammscheitel zu etwas aufbog, und oft fast parallel der Richtung der Achse orientiert war.

Über die Teilungen der Wurzelhaube möge bei Nägeli und Leitgeb (1868) nachgelesen werden. Hier sei nur bemerkt, daß die ersten Wände kreuzweise angeordnet sind.

Schlußbemerkungen.

I. Die Verzweigung.

Es wurde lange versucht festzustellen, ob eine bestimmte Beziehung zwischen Segmentierung und Blatt-, Seitensproß- und Wurzelstellung bestehe, etwa wie bei Salvinia nach Pringsheim (1863) und Zawidzki (1912), oder bei Azolla nach Strasburger (1873). Es gelang nicht, dies nachzuweisen. Scheinbar liefert jedes Segment der ventralen Seite eine Wurzel. Damit stimmt die Beobachtung überein, daß auf der dorsalen Seite je links und rechts ein Segment bei der Blattbildung übersprungen wird. Aufschlüsse über diese Verhältnisse zu erlangen, gelingt nur auf transversalen Längsschnitten. Solche Schnitte lassen selten mehr als zwei Knoten erkennen, und dabei liegen die Segmentverhältnisse meist unklar. Es muß einer nochmaligen — meiner Ansicht nach fast aussichtslosen — Untersuchung überlassen werden, Klarheit in diese Verhältnisse zu bringen.

II. Abnormitäten.

Unter den beobachteten Stammscheiteln befanden sich drei, die eine Abweichung in der Form der Scheitelzelle zeigten. Bei einem von ihnen lagen die Verhältnisse ganz klar. Die dreischneidige Scheitelzelle war durch eine Wand, die auf einer ihrer Flächen bogenförmig ansetzte und sie in bogigem Verlauf wieder erreichte, in eine zweischneidige übergegangen. Die Verhältnisse lagen genau so, wie bei dem von Klein in Figur 9 (1884) abgebildeten Scheitel. Segmente hatte die zweischneidige Scheitelzelle nicht gebildet. Die beiden anderen Fälle lagen nicht klar genug, um eine Entscheidung treffen zu können.

Die Schneide der Blattscheitelzelle lag nicht immer genau quer zur Längsrichtung des Stammes. Es traten kleine Verschiebungen auf. In einem Falle scheint es sogar zu einer Drehung um 90° gekommen zu sein. Doch war dies nicht sicher zu entscheiden.

Zusammenfassung.

1. Untersucht wurden einige Marsilia-Arten (s. S. 1) und Pilularia globulifera L. Sie zeigen eine große Übereinstimmung im anatomischen Bau und weichen nur in unwichtigen Merkmalen voneinander ab. Es ist anzunehmen, daß auch die anderen Arten von Marsilia und Pilularia, sowie Regnellidium (Lindman [1901]) dieselbe Entwicklungsgeschichte haben.

2. Die mit ihrer Spitze stark aufgekrümmte Achse wächst mit dreischneidiger Scheitelzelle, die so orientiert ist, daß sie eine Seitenfläche dem Boden zukehrt. Es sind also eine ventrale und zwei dorsolaterale Segmentreihen vorhanden.

3. Es gelang, die Aufteilung der Segmente genau zu verfolgen, und die Grenzen der Gewebe auf die ältesten Wände zurückzuführen. Bezüglich der Einzelheiten muß auf den Text und die Figuren verwiesen werden.

4. Die zweischneidige Blattscheitelzelle entsteht in der dorsalen Hälfte einer der mittleren Etagen eines dorsalen Stammsegmentes; sie wird dann gebildet, wenn das Segment aus vier Etagen besteht und nimmt ein Achtel der Segmentoberfläche ein.

5. Die Blattscheitelzelle liegt so, daß die Längsachse ihrer Grundfläche quer zur Längsrichtung des Sprosses orientiert ist.

6. Nach erfolgter Spreitenbildung wird die Blattscheitelzelle von Marsilia durch eine perikline Wand aufgeteilt und so außer Funktion gesetzt. Bei Pilularia konnte dies nicht beobachtet werden.

7. Der Seitenzweig entsteht aus der ventralen Hälfte derjenigen dorsalen Segmente, die auch ein Blatt bilden. Er wird in gleicher Höhe wie das Blatt angelegt.

8. Die Wurzeln werden aus den ventralen Segmenten gebildet und stehen abwechselnd links und rechts von der Medianen. Die Wurzelmutterzelle bildet sich zu der Zeit, in der das Segment aus vier Etagen besteht, und zwar in einer der mittleren Etagen. Sie entsteht aus einem kleineren Teil des Segmentumfanges wie Blatt und Seitenzweig.

9. Es war nicht möglich, eine bestimmte Beziehung zwischen der Stellung der Seitenorgane und der Lage der Segmente festzustellen. Es soll jedoch hiermit nicht gesagt sein, daß keine vorhanden ist.

Die Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institut der Universität angefertigt. Herrn Geheimen Regierungsrat Haberlandt und vor allem Herrn Prof. Dr. P. Claussen fühle ich mich für manche Anregung und Unterstützung zu Dank verpflichtet, desgleichen der Direktion des botanischen Gartens zu Berlin-Dahlem für die Überlassung des Materials.

Berlin NW 7, Dorotheenstr. 6. Im April 1912.

Literatur.

1890. Andrews, M. W., Apical growth in roots of Marsilia quadrifolia and Equisetum arvense. Bot. Gaz., Vol. XV.

1884. Bower, F. O., Comparative morphology of the leaf of the vascular Cryptogams and Gymnosperms. Philosophical Transactions, 175.

1870. Braun, A., Über Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. Berliner Akad.

1888. Campbell, D. H., The development of Pilularia globulifera L. Ann. of Bot., Vol. II.

1893. Ders., The development of the sporocarp of Pilularia americana. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. XX (zitiert nach Johnson).

1905. Ders., The structure and development of Mosses and Ferns. New-York.

1865. v. Hanstein, J., Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia. Pringsheim's Jahrb., Bd. IV.

1866. Ders., Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata. Bonn.

1898. Johnson, D. S., On the leaf and Sporocarp of Marsilia quadrifolia. Ann. of Bot., Vol. XII.

1898. Ders., The leaf and Sporocarp of Pilularia. Bot. Gaz., Vol. XXVI.

1884. Klein, L., Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Ztg., Nr. 42.

1901. Lindmann, C. A. M., Regnellidium, nov. gen. Marsiliacearum. Arkiv för Botanik, Bd. III.

1909. Lotsy, J. P., Botanische Stammesgeschichte. Bd. II. Jena.

1846. Mettenius, Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M.

1887. Meunier, A., Étude anatomico-génétique du sporocarpe chez la Pilularia globulifera. La Cellule, Tome IV.

1858. Nägeli, C. und Leitgeb, H., Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 4, pag. 54 ff.

1868. Ders., Ebenda, Heft 4, pag. 73 ff.

1887. Potonié, H., Aus der Anatomie lebender Pteridophyten und von Cycas revoluta. Abhandlung zur geologischen Spezialkarte von Preußen und den Thüringischen Staaten, Bd. VII.

1863. Pringsheim, N., Gesammelte Abhandlungen, Bd. II. Zur Morphologie der Salvinia natans.

1872. Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. Mémoires de l'Académie Impériale de Saint-Pétersbourg, Tome XIX.

1873. Strasburger, E., Über Azolla.

1888. van Tieghem, Ph. et Douliot, H., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. d. Sc. nat. 7e Série, Tome VIII.

1912. Zawidzki, S., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salvinia natans. Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. XXVIII.

Die Randzellen einiger Jungermannienblätter.

Von **A. J. M. Garjeanne** in Venlo.

Den Laubmoosblättern gegenüber sind die Lebermoosblätter relativ einfache Gebilde. Mit den zahlreichen Anpassungen der Lebermoose geht zwar eine reiche morphologische Gliederung zusammen, aber anatomisch bleibt doch das Jungermannienblatt immer eine einfache Zellplatte, welche nur in seltenen Fällen und dann noch an bestimmten Stellen zwei oder mehr Zellen dick, in anderen Fällen auf einige Zellreihen reduziert ist.

Bei den (mitteleuropäischen) Arten zeigen die Blätter häufig Unterschiede in der Form des Blattrandes und im Bau der Blattzellen. Man kann alle Übergange beobachten zwischen völlig ganzrandigen, gezahnten, gewimperten, zwei- und mehrteiligen Blattspreiten, während Zellgröße und Zellwandstruktur manch wichtiges Bestimmungsmerkmal abgeben.

Bei den Laubmoosen sind eben die Randzellen sehr häufig verschieden von den übrigen Blattzellen, es sind hauptsächlich mechanische Elemente. Bei den beblätterten Jungermannien unterscheiden sich die Randzellen häufig kaum oder nicht von den übrigen Blattzellen und sogar wenn sie deutlich verschieden sind, ist die mechanische Bedeutung der Strukturen bei weitem nicht so deutlich wie bei den Laubmoosen.

Dennoch funktionieren die Randzellen häufig auf andere Weise als die Spreitenzellen. So geht die Bildung der Brutkörner in sehr vielen Fällen von den Randzellen aus; bei vielen Arten zeigen die Randzellen Verdickungen, Zähne usw., wodurch sie als mechanische Elemente angesehen werden müssen. Untersucht man Blätter von Chiloscyphus polyanthus, so findet man, wenn die Chlorophyllkörner in den Spreitenzellen hauptsächlich an den Querwänden gelagert sind, die Außenwandung der Randzellen häufig nicht mit Chlorophyll besetzt.

Bei Lophocolea bidentata und cuspidata sehen wir, auch an intakten Blättern, einzelne Randzellen sich hervorwölben und zu Rhizoiden oder einfache Schleimhaare auswachsen und bei Verletzung des

Blattes sind diese und die von Kreh[1]) ausführlich beschriebenen Regenerationserscheinungen besonders leicht zu beobachten.

So sind noch andere Fälle zu nennen, worin die Randzellen in irgendwelcher Hinsicht eine andere Rolle spielen, als die Spreitenzellen.

Es fragt sich, ob die Randzellen vielleicht auch dann eine etwas abweichende Struktur oder Inhalt haben, wenn sie, bei oberflächlicher Beobachtung, den übrigen Blattzellen gegenüber nur Größenunterschiede zeigen.

In den folgenden Zeilen werden einige Beobachtungen über solche Randzellen mitgeteilt. Das Material stammt aus der Umgebung von Venlo und wurde immer frisch eingesammelt und bisweilen kürzere Zeit im Arbeitszimmer weiter kultiviert. Die in Betracht kommenden Arten sind folgende:

Haplozia crenulata; Chiloscyphus polyanthus; Lophocolea bidentata, cuspidata und heterophylla; Lophozia inflata; Diplophyllum albicans; Alicularia Scalaris, Frullania dilatata, Cephalozia bicuspidata, Ptilidium ciliare und Scapania curta. Von diesen Arten sind aber besonders Lophocolea bidentata und Chiloscyphus polyanthus genauer untersucht worden, weil dies, aus weiter unten zu nennenden Gründen, interessant erschien.

Eine willkürliche Spreitenzelle des Lebermoosblattes hat zwei „freie“ Zellwände, namentlich die obere und die untere. Diese sind aber mit einer Cuticula bekleidet, welche sich hauptsächlich dadurch von der Cuticula vieler anderen Pflanzen unterscheidet, daß sie für Wasser durchlässig ist, was mit der chemischen Zusammensetzung in Beziehung steht. Die Randzellen sind aber nicht zweiseitig, sondern dreiseitig von der Cuticula überzogen und dadurch können sie zwar etwas leichter Wasser aufnehmen, werden es aber auch wohl leichter abgeben, wenn nicht auf irgend einer Weise für das Festhalten des Wassers Sorge getragen ist.

Solch ein Festhalten des Wassers kann natürlich bedingt sein durch besondere Eigenschaften des Zellinhaltes oder durch den Bau der Zellwand oder auch durch beide Ursachen zusammen. Von den untersuchten Arten machen besonders die bekannten großen Randzellen bei Haplozia crenulata den Eindruck, daß sie vielleicht als Wasserspeicher Dienste leisten können. Besonders an ziemlich trockenen Standorten sind diese Randzellen sehr groß, ihre Wände sind ansehn-

---

1) W. Kreh, Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. 1909, T. XC, Nr. 4.

lich und gleichmäßig verdickt und dann und wann (bei den Hüllblättern des Perianths regelmäßig), sind sie durch eine Querwand in zwei Teile verteilt. Der Zellinhalt ist wasserreich, chlorophyllreich und mit derselben oder einer geringeren Ölkörperzahl versehen wie die Spreitenzellen.

Untersuchen wir die Randzellen plasmolytisch, so ergibt sich, daß die Plasmolyse bei den Randzellen zwar etwas schneller eintritt, als bei den Spreitenzellen, wenn die Salpeterlösung am Deckglasrande zugesetzt wird, aber daß dieser Unterschied kaum zu beobachten ist, wenn die Blätter ganz in die Salpeterlösung eingetaucht werden. Die Plasmolyse ist mit 10%iger Salpeterlösung (KNO_3) schon sehr stark und tritt dann sofort ein, sogar tritt bei einigen Spreitenzellen dann schon abnormale Plasmolyse ein. Der osmotische Druck ist somit bei den Haplozia crenulata-Blättern kein außergewöhnlich großer und die Plasmolyse tritt bei den Randzellen fast so leicht ein, wie bei den Spreitenzellen.

Dasselbe gilt auch für die übrigen untersuchten Arten. Die Randzellen unterscheiden sich osmotisch nicht von den Spreitenzellen und, wenn auch bisweilen die Plasmolyse etwas früher eintritt, so kann das auf Rechnung der Tatsache gestellt werden, daß die Randzellen dreiseitig und bei gezahnten Blatträndern auf viel größerer Oberfläche von der plasmolysierenden Lösung bespült werden.

Der Vakuoleninhalt der Randzellen ist also wohl von keiner besonders großen Bedeutung beim Festhalten des Wassers, ein Unterschied den Spreitenzellen gegenüber läßt sich nicht scharf beobachten. Da fragt es sich, ob vielleicht die Zellwand Wasser speichert. Dies ist nach Goebel[1]) in der Tat der Fall, die Zellwandverdickungen quellen bei Wasserzutritt auf, schrumpfen bei Wasserverlust. Natürlich steht diese biologische Funktion neben der rein mechanischen Bedeutung der Zellwandverdickungen. Es läßt sich leicht beobachten, daß die Hygrophyten unter den obengenannten Arten viel weniger stark verdickte Zellwände besitzen wie die Xerophyten und es ist bekannt, daß viele Standortvarietäten sich u. a. unterscheiden durch die mehr oder weniger verdickten Wände ihrer Blattzellen.

Hauptsächlich zeigen die Wandverdickungen uns eine kollenchymatische Struktur. Und in einigen Fällen läßt sich ein Unterschied zwischen den Verdickungen der Rand- und Spreitenzellen nicht beobachten. Die Hygrophyten zeigen uns aber, daß die Randzellen häufig deutliche Verdickungen haben, während dieselben bei den Spreiten-

---

1) Goebel, Archegoniatenstadium 5. Die Blattbildung der Lebermoose usw. Flora 1893, pag. 449 und Fußnote.

zellen nicht oder kaum zu beobachten sind. So waren die Eckverdickungen bei den Blättern eines Lophocolea bidentata-Rasen, der sehr feucht und zwischen dichten Polstern von üppigem Hypnum cuspidatum gewachsen war, nicht ausgebildet; die Randzellen zeigten aber an den Antiklinen deutliche Verdickungen.

Bei Alicularia scalaris, zwischen anderen Moosen (Dicranella) gewachsen an einem feuchten Abhang, waren die Verdickungen der Randzellen deutlich stärker als diejenigen der Spreitenzellen.

Die Wandverdickungen der Randzellen bei Haplozia crenulata sind (abgesehen von einigen Standortvarietäten) sehr viel stärker als die der Spreitenzellen. Dagegen sind fast keine Verdickungen zu sehen an den Zellwänden bei feucht gewachsenen Chiloscyphus polyanthus; bei Ptilidium ciliare sind die Verdickungen der Randzellen und der Zilien schwächer als bei den Spreitenzellen. Die letztgenannte Art benutzt ihre Zilien wohl zur Aufnahme des Wassers, das von den Zilien aus den übrigen Blattzellen zugeleitet wird. Wir sehen denn auch die Durchlaßstellen zwischen den Zellen als unverdickte Partien der Querwände.

Solche Durchlaßstellen werden bisweilen durch Krümmungen der Wand noch vergrößert, z. B. Alicularia scalaris, in anderen Fällen findet sich zwischen zwei Eckverdickungen noch eine verdickte Mittelpartie, wodurch einige Ähnlichkeit mit der Schließhaut der Hoftüpfel entsteht, z. B. Frullania dilatata.

Bei allen zuletzt genannten Arten sind die Randzellen weniger reich an Protoplasma, Chlorophyllkörnern und Ölkörpern als die Spreitenzellen. Bei einigen anderen, so bei Diplophyllum albicans, sind viele Randzellen überhaupt ohne protoplasmatischen Inhalt. Bei den ganz jungen Blättern sind die Randzähne noch mit dem normalen Inhalt gefüllt, später aber bildet sich eine nur mit Wasser gefüllte, einfache oder doppelte Zellreihe am Rande. Diese Randzellen sind meistens gleichmäßig verdickt, und ihre Verdickungen sind nicht deutlich stärker als die der Spreitenzellen. Auch findet man Formen mit unverdickten Außenwänden der Randzähne.

Die meisten der obengenannten Strukturen würde man als ausgezeichnet in mechanischer Hinsicht ansehen, wenn nicht für viele Lebermoose solche mechanischen Elemente von sehr geringer Bedeutung sein möchten. Bekanntlich werden die zarten Blätter nicht von sehr kleinen Tieren gefressen, auch von Schnecken werden sie verschmäht und gegen eventuelle Feinde unter den größeren Tieren nutzen die jedenfalls noch zarten Zellwandverdickungen doch nichts.

Fast ebensowenig haben die Lebermoosblätter zu befürchten von fallenden Regentropfen. Sehr viele Arten wachsen zwischen anderen Moosen oder unter anderen Pflanzen, an mehr oder weniger steilen Abhängen usw., wo sie gegen den direkten Anprall der Regentropfen geschützt sind. Aber auch die ganz frei auf horizontalem Boden wachsenden Arten werden fast nicht durch den Regen geschädigt. Das ergibt sich u. a. aus einem Versuch, welcher im Sommer 1910 mit einer Kultur von Calypogeia trichomanis angestellt wurde. Die zarten Pflänzchen waren auf einem flachen Ziegel kultiviert worden, und, wenn sie auch einen ausgedehnten Rasen gebildet hatten, so waren die Exemplare doch schwächer als die meisten in der freien Natur gewachsenen Calypogeiapflanzen. Am Sonntag, den 3. Juli 1911 fiel in Venlo von 11 Uhr vormittags bis 12 Uhr 30 Min. ein heftiger Regen, und von 12 Uhr 15 Min. bis 12 Uhr 30 Min. war es ein gewaltiger Platzregen, so stark, daß mehrere Blätter einer kräftigen Lilie, die vor einem Fenster meines Arbeitszimmers stand, zerknickt wurden.

Die Calypogeiakultur wurde von etwa 12 Uhr bis 12 Uhr 30 Min., also während des stärksten Regens, dem Gewalt der Regentropfen ausgestellt. Bei Untersuchung der Blätter zeigten sich fast keine Verletzungen, nur etwa ein Dutzend Blätter waren eingerissen worden.

Wenn also die zarten Zellwände der Calypogeia imstande sind dem Anprall der Regentropfen zu widerstehen, so können die Wandverdickungen der Rand- und Spreitenzellen wohl nicht als Anpassungen in dieser Richtung angesehen werden. Dazu kommt noch, daß Calypogeia durch die horizontal ausgebreiteten Blätter noch ungünstiger davorsteht als z. B. Haplozia crenulata

Nehmen wir nun Chiloscyphus polyanthus, der an sehr feuchten Stellen, sogar fast submers lebt, so sehen wird da keine Eckverdickungen. Bei Lophocolea bidentata, welche ebenfalls an sehr feuchten Orten eingesammelt wurde, findet man keine nennenswerte Verdickungen bei den Spreitenzellen, dagegen deutliche, auf optischem Querschnitt dreieckigen Verdickungen an der Außenwandung der Randzellen. Diese Verdickungen befinden sich an der Ansatzstelle der antiklinen Wandungen. Alicularia scalaris, ein Mesophyt, hat sehr deutliche Eckverdickungen; an den Außenwänden sind sie meist erheblich stärker. Ptilidium ciliare, von mehr xerophytischer Struktur, zeigt dünne Außenwände, aber auch hier sind die Ansatzstellen der antiklinen Wände sehr verdickt.

Wenn wir also sehen, daß eben bei Arten, die stärkeren Wasserwechsel ausgesetzt sind, gerade die Ansatzstellen der antiklinen Wände

in den Randzellen eine deutliche Verdickungsleiste bilden, so liegt die Ursache wohl in der Tatsache, daß diese Stellen stark in Anspruch genommen werden bei Änderungen des Wassergehalts. Die Oben-, Unten- und Außenseite bilden gleichsam ein Gewölbe, dessen Träger eine verstärkte Randleiste besitzen. Zunahme des Wassergehalts führt zu Ausdehnung der Außenwände, weil Änderungen der Innenwände nicht so gut möglich sind.

Daß wirklich solche Vorstülpungen der freien Außenwand vorkommen, läßt sich bei Lophocolea bidentata ziemlich häufig beobachten. Bei dieser Art[1]) finden wir zwischen den Spreitenzellen bisweilen solche, welche erst verschleimen und später ganz aufgelöst werden. Auch mechanische Verletzungen können das gänzliche Verschwinden einer oder mehrerer Zellen herbeiführen. Die umgebenden Zellen nehmen dabei eine andere Gestalt an, und wir sehen deutlich, wie die an dieser Seite unverdickten Zellen sich konvex in die entstandene Öffnung hervorwölben. Etwas Ähnliches fand sich beim einzigen, von mir beobachteten Fall einer wirklichen Regeneration. Ein Riß in einem Lophocoleablatt war wieder von Zellen ausgefüllt, welche der Hauptsache nach mit den Zellen der Umgebung übereinstimmten. Nur waren sie in der Länge sehr gestreckt[2]). Auch hier zeigten einige Blattzellen eine deutliche Hervorwölbung der freien Außenwand. Drei Zellen wurden neugebildet; auf der linken Seite waren die Wände der Spreitenzellen hervorgewölbt, die stärkeren Eckverdickungen ließen die gestreckten Zellen als Randzellen erkennen. Vielfach sind Hervorwölbungen der Randzellen auch dann zu beobachten, wenn diese Randzellen zu Rhizoiden, kurzen Schleimpapillen oder zu Regenerationsgebilden auswachsen sollen. Bei Lophocolea läßt sich das leicht beobachten, auch finden wir Abbildungen z. B. bei Schostakowitsch[3]) und Kreh[4]).

Dürfen wir also wohl schließen, daß die Verdickungen an den Ansatzstellen der antiklinen Wandungen mit Spannungen, die von Änderungen im Wassergehalt herrühren, in Beziehung stehen, so läßt

1) Auch sehr häufig bei Scapania nemorosa.

2) Durch ihre Armut an Protoplasma, Chlorophyll u. a. unterschieden von den von Kreh beschriebenen und l. c. Taf. III, Fig. 2, 4, 5, 7 usw. abgebildeten Regenerationszellen.

3) Schostakowitsch, Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 1894, Fig. 2, 3, 24.

4) Kreh, l. c. Taf. I, Fig. 22, Taf. IV, Fig. 4*g* (hier auch die stärkeren Verdickungen) usw.

sich doch auch eine Bedeutung der Verdickungen als rein mechanische Verstärkung des Zellnetzes nicht verkennen. Es würde zu weit führen, hier all die Strukturen zu beschreiben. Einige eigentümliche Fälle mögen jedoch Erwähnung finden.

Die Randzellen von Diplophyllum albicans sind meistens gleichmäßig verdickt. Dabei ist der Zellverband derartig, daß die Gefahr des Zerreißens eine sehr geringe ist. Merkwürdiger aber sind die sehr starken Verdickungen, welche man bisweilen unter dem Blattrande beobachten kann. Unter einer relativ sehr großen Randzelle liegt dann eine größere Zellwandmasse, von strahlenförmig gruppierten Zellen umgeben. Solche Verdickungen sind nicht gerade selten und speziell an üppig gewachsenen Pflanzen zu finden.

Bei Haplozia crenulata sind die Wände der Randzellen, besonders bei Exemplaren von trockenem Standort, sehr verdickt. Werden solche Blätter in Wasser unter Deckglas gelegt und wird das Deckglas unter ziemlich starkem Druck hin und her geschoben, so bleibt doch die Randzellreihe intakt, einige wenige Fälle ausgenommen. Die übrige Blattspreite zerreißt bei obiger Behandlung gerade sehr häufig.

Wie aber schon bemerkt wurde, können solche Strukturen neben mechanischer Bedeutung auch eine solche mit Beziehung auf Wasserspeicherung haben.

Bei Cephalozia bicuspidata (und bei einigen Cephaloziellen) fehlen die Eckverdickungen sowohl den Randzellen wie den Spreitenzellen oder sie sind doch nur äußerst schwach ausgebildet. Im allgemeinen wird die Ökologie dieser zarten, auf nackter Erde wachsenden Pflänzchen eine andere sein, als die der oben besprochenen größeren Lebermoose. Durch Schleimbildung, Verpilzungen, Zusammenleben mit Algenkolonien und durch die Bildung von dichten, verworrenen Rasen sind diese Pflänzchen sowohl mechanisch als auch gegen totale Austrocknung geschützt.

Die Zusammensetzung der Zellwände ist bei den Lebermoosen eine ziemlich wechselnde, aber nur in selteneren Fällen bestehen sie, wie schon Czapek[1]) beobachtet hat, aus reiner Zellulose. Bei den verschiedensten Arten ist das Vorkommen von besonderen Wandbestandteilen konstatiert worden (Dicranumgerbsäure und Sphagnol), während später K. Müller[2]) gezeigt hat, daß in den Zellwänden einiger Leber-

---

1) F. Czapek, Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub- und Lebermoosen. Flora 1899, pag. 361 ff.

2) K. Müller, Die chemische Zusammensetzung der Zellmembranen bei verschiedenen Kryptogamen. Zeitschr. physiol. Chem. 1905, Bd. XLV, pag. 265 ff.

moose neben gewöhnlicher Zellulose noch Xylosezellulose und Arabinosezellulose vorkommen. Wenn die gewöhnlichen Zellulosereaktionen nicht oder schwierig gelingen, so stellt Müller das auf Rechnung von Beimengungen.

Die Verbreitung seiner Dicranumgerbsäure und des Sphagnols ist von Czapek bei sehr zahlreichen Lebermoosen untersucht worden und es wäre wohl überflüssig, die lange Liste Czapeks noch mit einigen wenigen Arten zu verlängern. Es wurde aber schon von Czapek beobachtet, daß die Reaktion der Randzellen in einigen Fällen eine andere ist als die der Spreitenzellen. So gibt er z. B. an: „Sarcoscyphus emarginatus. Direkte Bläuung mit Chlorzinkjod hier und da schwach an den Randzellen."

So zeigt auch die von Czapek nicht untersuchte Haplozia crenulata deutliche Zellulosereaktion in den Randzellen. Bei den übrigen von mir untersuchten Arten ist eine deutliche Verschiedenheit der Reaktion mit Chlorzinkjod zwischen Rand- und Spreitenzellen nicht nachzuweisen. Einige andere Verschiedenheiten gibt es aber doch.

So quellen die Zellwände der Spreitenzellen bei Lophocolea bidentata in kochender Kalilauge stark wabig auf; die antiklinen Wandungen der Randzellen zeigen eine sehr viel geringere Quellung mit erst viel später eintretender Schaumstruktur. Ähnliches gilt für Chiloscyphus polyanthus. Diese Art gibt Bläuung mit Chlorzinkjod hauptsächlich im Basalteil der Blattspreite, die blaue Farbe geht nach längerer Einwirkung des Reagenz in eine grünliche über. Diese grünliche Farbe konnte auch bei Lophocolea beobachtet werden, während eine direkte, wirkliche Blaufärbung kaum nachweisbar war.

Nur bei Lophocolea bidentata und Chiloscyphus polyanthus wurde mit $FeCl_3 \cdot aq.$ und $K_2Cr_2O_7 \cdot aq.$ auf Gerbsäure reagiert. Auch nach längerer Einwirkung war meist keine Färbung der Zellwände zu beobachten, dagegen zeigte der Inhalt eine blasse und etwas grünliche Blaufärbung, was gewiß auf Rechnung der Gerbsäure in den Ölkörpern gesetzt werden kann. Auch Czapek nennt bei Lophocolea bidentata die Gerbsäurereaktion der Zellwände nicht.

Ebenso negativ war das Resultat einer Untersuchung auf Zucker in dem Zellinhalt. Bekanntlich gelten doch die Blätter der Jungermannien als „Zuckerblätter" und es war der Mühe wert, zu untersuchen, ob vielleicht der Zuckergehalt der Randzellen ein anderer war, wie derjenige der Spreitenzellen. Mit Kupfersulfat, Kalilauge und Seignettesalz konnte aber in den Zellen kein Zucker nachgewiesen werden. Es geschah einige Male, daß eine gelbliche Färbung eintrat,

aber nicht in, sondern außerhalb der Zellen. Diese „extrazellulare“ Zuckerreaktion rührt wahrscheinlich von nach außen diffundierten Membranprodukten, welche durch Einwirkung der kochenden Kalilauge entstanden waren.

Wenn aber doch in einigen Fällen (Chiloscyphus, Alicularia, Diplophyllum) eine schwachgelbe Färbung in den Zellen eintrat, so geschah das doch nur oder fast nur in den Spreitenzellen und nicht in den Randzellen. Speicherung einer größeren Zuckermenge in den Randzellen wäre auch, teleologisch betrachtet, fast eine Torheit des Lebermooses!

Die Mittellamelle der Zellwände besteht aus Pektinstoffen. Sie zeigen in einigen Fällen, so bei Lophocolea bidentata, auch die Biuretreaktion, aber die Randzellen werden dabei kaum violett gefärbt.

Die eigentümlichsten Reaktionen erhält man mit wässeriger Methylenblaulösung und mit wässeriger Silbernitratlösung. Die Methylenblaulösung darf nicht zu konzentriert sein; am besten war eine Lösung brauchbar, die als blaue Tinte zu blaß sein würde, aber dennoch dunkelblau aussah. Stärkere Lösungen färben zu schnell und lassen die unten zu beschreibenden Differenzen nicht mehr hervortreten; auch schwache Lösungen färben weniger kontrastreich. Die Konzentration der Silbernitratlösung ist von geringerer Bedeutung; die benutzten Lösungen variierten zwischen 2 und 5 $^0/_0$iger Stärke.

Bekanntlich färbt Methylenblau Pektin, Schleim, Gerbstoffe, auch das lebendige Protolasma. Wird nun z. B. ein Jungermannienblatt in starker Methylenblaulösung gefärbt, so nimmt das ganze Blatt dunkelblaue Farbe an. Besonders stark sind z. B. die Mittellamellen der Zellwände gefärbt, ebenso füllen sich Zellen, deren Inhalt abgestorben ist, bald mit der blauen Lösung. Ganz anders wird das Bild, wenn man die oben genannte, nicht zu starke Methylenblaulösung benutzt. Es zeigt sich dann, daß sich die Randzellen bei Lophocolea bidentata in fast allen untersuchten Fällen stärker tingieren als die Spreitenzellen. Ein etwa Zentimeter langes Stück der frischen Pflanze wird abgespült, etwa 5—15 Sekunden in der Methylenblaulösung belassen, abermals in Wasser abgespült und in Wasser untersucht. Wir sehen dann etwa folgendes:

Das ganze Blatt zeigt eine bläuliche Farbe, gegen welche aber das Grün der Chlorophyllkörner sich noch deutlich abhebt. Protoplasma und Ölkörper sind noch sehr schwach oder gar nicht gefärbt. Einzelne abgestorbene Zellen sind mit Methylenblaulösung gefüllt, die abgestorbenen Plasmareste sind dunkelblau gefärbt. Auch die Mittel-

lamellen der Zellwände sind blau. Die Randzellen aber und bisweilen, nach längerer Einwirkung der Färbelösung auch die übrigen Zellen der Blattzipfel, sind immer stärker blau gefärbt als die Spreitenzellen. Besonders bei schwacher Vergrößerung fällt der blaue Saum sofort auf.

Die blaue Färbung rührt in diesem Falle nicht von Gerbstoffen her, denn, wie auch Czapek angibt, ist Lophocolea bidentata kein Gerbstofflebermoos. Sogar nach stundenlangem Verbleiben in Ferrichloridlösung und längerem Eintrocknen an der Luft, wurden die Pflänzchen nicht deutlich blau und war jedenfalls auch keine Differenz zwischen Rand- und Spreitenzellen zu beobachten. Ebensowenig ist die stärkere Methylenblaufärbung verursacht durch die Pektinlamelle der Zellwände, denn nicht nur die Membran, sondern der ganze Vakuoleninhalt der Randzellen wird gefärbt. Auch Schleim ist kein Randzellenstoff, wenn auch der Inhalt nicht reich an Protoplasma ist.

Da die Färbung durch Eintauchen in die Methylenblaulösung stattfand, und also alle Blattzellen gleichzeitig und gleichstark von der Lösung benetzt werden, kann die stärkere Tinktion der Randzellen nicht dadurch erklärt werden, daß sie vielleicht eher mit der Färbelösung in Kontakt gekommen sind. Die Randzellen müssen also bei Lophocolea bidentata wohl einen besonderen Stoff enthalten, der stark Methylenblau speichert.

Bei Eintauchen in Safranin, Gentianaviolett, Methylgrün, Methylorange, Methylviolett 5 B und Fuchsin (alles in wässeriger Lösung) konnte ein Unterschied zwischen Randzellen und Spreitenzellen meistens beobachtet werden. Bei Einwirkung von Eosinlösung (also einer sauren Anilinfarbe) gelingt die Differenzierung nicht. Bevor wir aber auch das Verhalten der übrigen untersuchten Arten, Methylenblau gegenüber beschreiben, muß folgendes bemerkt werden.

Am prägnantesten gelang die Differenzierung der Randzellen bei Lophocoleapflanzen sofort nach der Einsammlung. In der Kultur geht die scharfe Reaktion etwas verloren, indem bisweilen auch Zellen der zweiten und dritten Reihe sich stärker blau färbten. Auch beobachtet man nicht selten, daß Zellkomplexe oder einzelne Zellen der eigentlichen Blattspreite stärker blau gefärbt werden. Schließlich muß bemerkt werden, daß meine Beoachtungen in den Monaten September und Dezember gemacht wurden und es jedenfalls nicht unmöglich ist, daß Lophocolea sich im Frühjahr etwas anders verhält.

Eingeschnittene oder eingerissene Lophocoleablätter zeigen auch eine deutliche Blaufärbung der Wundränder; die Methylenblaulösung hat zu diesen zerrissenen Zellen freien Eintritt und färbt die Reste des

Protoplasten alsbald ziemlich stark. Doch ist die Färbung der Randzellen immer noch gleich stark oder sogar stärker.

Ähnliche Resultate liefert die Untersuchung von Chiloscyphus polyanthus. Meine Exemplare wurden in einem halb versumpften Bächlein eingesammelt. Es waren üppig gewachsene, frisch grüne Pflanzen, welche auch in der Kultur kräftig weiter wuchsen. Werden in der oben beschriebenen Weise, Stücke in Methylenblaulösung getaucht, so sehen wir auch hier eine sehr deutlich stärkere Tingierung der Randzellen. Daneben aber sind regelmäßig (bei Lophocolea bidentata nur dann und wann) Zellkomplexe der Blattspreite mitgefärbt; speziell an der Blattbasis sind die Zellen öfters kräftig blau gefärbt.

Wie bei Lophocolea ist auch hier das Resultat, der eigentümlichen Plastizität der Lebermoose entsprechend, nicht immer gleich. Einzelne Pflanzen sind schwerer tingierbar und schließlich führt die längere Einwirkung der Farbstoffe zu einer starken Blaufärbung, mit Ausnahme einiger weniger Zellen. Diese, mehr diffuse, Einwirkung der Methylenblaulösung finden wir auch bei den übrigen untersuchten Arten, nur ist dort die Eigenschaft der Randzellen Farbstoffe zu speichern, noch schwächer ausgebildet.

Eine Übersicht gibt folgende Tabelle:

Haplozia crenulata:	Nach längerer Einwirkung die Randzellen stärker blau als die Spreitenzellen.
Lophocolea bidentata:	Oben beschrieben.
„ cuspidata:	Wie vorige Art.
„ heterophylla:	Die Randzellen meist stärker blau als die meisten Spreitenzellen.
Chiloscyphus polyanthus:	Oben beschrieben.
Lophozia inflata:	Rand- und Spreitenzellen fast gleichstark blau gefärbt.
Diplophyllum albicans:	Erst färben sich die Ränder, später auch die Zellen der Mittelrippe blau.
Alicularia scalaris:	Randzellen etwas stärker blau.
Frullania dilatata:	Fast alle Zellen gleichstark gefärbt.
Cephalozia bicuspidata:	Fast alle Zellen gleichstark gefärbt.
Ptilidium ciliare:	Resultate sehr wechselnd.
Scapania curta:	Randzellen stärker blau.

Die stärkere Blaufärbung der Randzellen von Diplophyllum albicans wird wohl dadurch verursacht, daß diese Zellen zum größten Teil ihren plasmatischen Inhalt verloren haben und sich schnell mit der Methylenblaulösung vollsaugen.

Ähnliche Resultate wurden, wie oben angegeben, mit Silbernitratlösung erhalten. Werden z. B. Sproßstücke von Chiloscyphus polyanthus auf den Objektträger mit der Silbernitratlösung benetzt und

nach einiger Zeit untersucht, so zeigen sie eine deutliche Braun-, Purpurbraun- oder sogar Schwarzfärbung der Randzellen, während daneben auch einzelne bis mehrere Spreitenzellen dunkel gefärbt worden sind. An der Blattbasis findet man gewöhnlich ein graubraun gefärbtes Zellkomplex; auch am apikalen Rande sind außer den Randzellen auch einige Zellen, sogar einige Zellreihen braun gefärbt.

Die Membrane quellen dabei etwas auf; die Eckverdickungen, welche bei Chiloscyphus doch nur äußerst schwach entwickelt sind, treten deutlicher hervor. Der Zellinhalt ist nicht gleichmäßig dunkel gefärbt, einzelne dunkle Partien heben sich hervor und zeichnen sich durch zentrale Lagerung aus. Zellen, deren Inhalt abgestorben ist, werden nicht gefärbt.

Bei Lophocolea bidentata und L. cuspidata ist die dunklere Färbung der Randzellen zwar nicht so deutlich, aber dennoch werden sie etwas stärker braun als die Spreitenzellen. Nach längerer Einwirkung der Silbernitratlösung findet man die Randzellen schwach braun gefärbt, in den Spreitenzellen beobachtet man zahlreiche kleine schwarze Körnchen und einzelne Zellen oder Zellkomplexe sind bläulich braun. Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß die Zellen, welche sich mit Methylenblau stärker blau färben, auch mit Silbernitratlösung stärker gebräunt werden.

Aus dem Mitgeteilten geht schon hervor, daß die Methylenblaufärbung bei Lophocolea und Chiloscyphus eine schärfere Differenzierung ergibt als die Silbernitratreaktion. Das gleiche gilt auch für die übrigen untersuchten Arten; bei Cephalozia bicuspidata z. B. färben sich alle Blattzellen und die äußere Schicht der Stengelzellen braun. Sogar bei Exemplaren aus derselben Kultur wechselt die Intensität der Farbe erheblich. Es scheint also, daß die Gegenwart der die Färbung bedingenden Stoffe sehr von äußeren Umständen abhängig ist. Doch können wir sagen, daß im großen Ganzen die Randzellen von Lophocolea bidentata (und cuspidata) und von Chiloscyphus polyanthus sich mit Methylenblaulösung und mit Silbernitrat stärker färben als die übrigen Blattzellen, und daß bei den anderen untersuchten Arten die Randzellen nur schwach oder gar nicht bevorzugt werden.

Diese Resultate stimmen nun recht gut mit den Untersuchungen von Kreh über die Regeneration der Lebermoose. In seiner Arbeit[1]) sagt er, daß die Regenerationssprosse von Lophocolea bidentata,

1) W. Kreh, l. c. pag. 258 u. 259.

cuspidata, Radula complanata und Lejeunea serpyllifolia fast ausnahmslos aus den Randzellen entstehen. Bei Lophocolea bidentata entstanden z. B. auf 36 Blättern 297 Regenerationssprosse, davon bildeten sich 287 aus den Randzellen.

Werden die Randzellen bei Lophocolea weggeschnitten, so entstehen die Regenerationssprosse nicht am neuen Rande, sondern regellos über die Blattfläche zerstreut. Werden die Randzellen veranlaßt, Rhizoiden zu bilden (durch Auflegen der meistens gebogenen Blätter mit der konkaven Seite auf das Substrat), so entstehen Sprosse aus den Spreitenzellen.

Bei vielen anderen Jungermannien entstehen die Regenerationssprosse regellos; als Übergang nennt Kreh: Chiloscyphus polyanthus und Lophocolea heterophylla. Bei der genannten Lophocolea entstehen noch viele Sprosse aus Randzellen, bei Chiloscyphus entstehen zwar nicht viel Sprosse am Rande selbst, aber die Randzonen werden doch bevorzugt.

Vergleichen wir diese Resultate Krehs mit den Methylenblau- und Silbernitrattinktionen, so sehen wir, daß eben die Zellen oder die Zellenkomplexe, welche hauptsächlich Regenerationssprosse zu bilden im stande sind, durch die genannten Reagentien gefärbt werden.

Da die Neubildung von Sprossen wohl durch eine Anhäufung von Nahrungsstoffen bedingt wird [1]), können wir uns die Sache vielleicht so vorstellen, daß in den regenerierenden Zellen oder Zellkomplexe besondere Nahrungsstoffe angehäuft werden. In vielen Lebermoosblättern sind es speziell die Randzellen, worin sich diese Stoffe befinden; wenn aber die Blätter behufs Erzeugung der Regenerationssprosse verwundet werden, so verteilen sich die Stoffe mehr oder weniger auf die Spreitenzellen. Bei Lophocolea bidentata und cuspidata findet diese verteilung nicht statt. (Radula und Lejeunea konnten nicht untersucht werden.)

Daß in den regenerierenden Blättern chemische Umsetzungen stattfinden, zeigt uns auch die Methylenblaureaktion. Die regenerierenden Partien färben sich z. B. bei Lophocolea bidentata nicht mehr blau, sondern grün. [2])

Wie oben beschrieben worden ist, gelingt die Differenzierung der Randzellen bei Lophocolea bidentata mit Silbernitratlösung nicht immer

---

1) Vgl. Goebel, Organographie I, pag. 40. 1898.

2) Nach Beobachtungen an in der Natur angetroffenen regenerierenden Blättern!

so gut, wie mit Methylenblau. Im allgemeinen ist die Braunfärbung deutlicher an älteren, weniger frischen Blättern als an jüngeren und kräftigeren zu beobachten. Eben an solchen absterbenden Blättern findet man in der Natur meistens die Regenerationssprosse.

Schließlich hat Kreh nachgewiesen, daß einige Jungermannien ihre Regenerationssprosse nur oder fast nur an der Blattbasis bilden. Als solche nennt er Diplophyllum albicans und Cephalozia bicuspidata. Die letztgenannte Art färbt sich mit $AgNO_3 \cdot aq.$, wie schon bemerkt, fast ganz braun, mit Ausnahme der zentralen Zellen des Stämmchens; bei Diplophyllum färbt Methylenblaulösung erst die Randzone, dann meist die Rippenzellen und die Basalzellen des Blattes. Die Blaufärbung der Randzellen wird, wie schon erwähnt, dadurch verursacht, daß sie sich alsbald mit der blauen Lösung füllen. Die Blätter, welche sich unten am Stämmchen befinden, haben häufig ihren Inhalt ganz verloren und färben sich denn auch fast gleichmäßig blau. Dagegen färben sich die Rippenzellen mit Silbernitrat vor den übrigen Zellen.

Es scheint also, als ob bei Cephalozia bicuspidata zwar alle Zellen die besonderen Nahrungsstoffe erhalten, daß aber hier beim Abschneiden des Blattes noch ein Transport nach der Basis stattfindet, und hier die Regeneration hervorruft. Bei Diplophyllum albicans sind die Rippenzellen auch durch ihre Form als Leitzellen ausgezeichnet, eine Stoffwanderung in der Richtung der Basalzellen kann hier wohl leichter stattfinden.

Zum Schluß ist es angebracht, hier nochmals zu betonen, daß die oben beschriebenen Beobachtungen von September bis Ende Dezember gemacht sind. Über das Verhalten der genannten Lebermoosarten in anderen Jahreszeiten kann zurzeit noch nichts mitgeteilt werden. Auch ist es mir noch nicht gelungen, die Ursachen der Inhaltsverlagerungen in den Randzellen, z. B. von Chiloscyphus, festzustellen, welche aber, soweit ich beobachten konnte, nicht allein durch das Licht verursacht werden.

Doch genügt das jetzt Mitgeteilte schon, um den Eindruck zu festigen, daß die Randzellen oder die Randzone vieler Jungermannien, auch dann, wenn sie anatomisch kaum von ihren Nachbarzellen zu unterscheiden sind, funktionelle Verschiedenheiten den meisten Spreitenzellen gegenüber zeigen. Die Randzone der Jungermannienblätter ist nicht völlig gleichwertig mit den übrigen Blattzellen, wenn auch der Unterschied nur selten scharf ausgebildet ist. Auch bei den anakrogynen Jungermannien dürfte etwas ähnliches sich ergeben; die Rand-

zellen des Thallus sind bei mehreren Arten von den übrigen Zellen wenigstens durch die Form verschieden, meistens der Länge nach gestreckt. (Blasia, einige Metzgerien usw.)

Fassen wir jetzt noch kurz zusammen, so finden wir u. a.:

1. Die Verdickungen der Randzellen vieler Jungermannien und besonders die Verdickung der Ansatzstelle der Antikline sind stärker, wenn die betreffenden Pflanzen einem stärkeren Wechsel des Wassergehalts ausgesetzt sind.

2. Die Randzellen zeichnen sich, außer durch ihre Form und ihre Verdickungen, meistens aus durch geringen Protoplasmagehalt, eine kleinere Zahl von Ölkörpern und von Chlorophyllkörnern.

3. Sie unterscheiden sich häufig von den Spreitenzellen durch stärkere Tingierbarkeit mit wässeriger Methylenblaulösung (und mit anderen basischen Anilinfarben).

4. Auch werden sie häufig mit Silbernitratlösung gebräunt und zwar eher oder stärker als die meisten anderen Blattzellen.

5. Die sich stärker färbenden Zellen sind im allgemeinen auch die, woraus Regenerationssprosse entstehen können. Die stärkere Tinktion wird nicht von Gerbstoffen verursacht; die Zellen enthalten Stoffe, welche für das Entstehen von Regenerationssprossen von Bedeutung sind. Doch ist ein Transport dieser Stoffe sehr wohl möglich und Regenerationsfähigkeit kommt wohl allen lebendigen Blattzellen zu.

Vergleichend-morphologische Untersuchung über die Kurztriebe einiger Arten von Pinus.

Von **Wilhelm Schneider.**

(Mit Tafel XV.)

1. Die Aufgabe.

Über das Variieren der Blattzahl am Kurztrieb bei der Gattung Pinus liegt bereits eine große Anzahl von Beobachtungen vor. Aber nur für P. silvestris (Kronfeld)[1] sind die Mitteilungen nahezu erschöpfend. Kronfeld[1] hat eine zusammenfassende Übersicht über die von ihm und anderen Forschern an zahlreichen Pinusarten gemachten Beobachtungen gegeben. Aus seiner Tabelle entnehme ich für die einzelnen nach der normalen Zahl der Nadeln unterschiedenen Typen folgende Zahlen:

für normal 5-nadelige Arten Kurztriebe mit 3, 4, 5, 6,
" " 3 " " " " 2, 3, 4,
" " 2 " " " " 2, 3

und für P. silvestris solche mit 2, 3, 4, 5 Nadeln. Einnadelige Kurztriebe bei zweinadeligen Arten sind darin nicht verzeichnet, obwohl sie schon vorher von Strasburger[2] gefunden worden sind. In der neueren Literatur sind kurze Notizen über Nadelvermehrung und Verminderung ziemlich häufig. Sie gehen aber nicht über die von Kronfeld gemachten Mitteilungen hinaus. Meine Beobachtungen sind unten pag. 436 (Tabelle, Spalte 8) angegeben und gleichzeitig die aufgefundenen Nadelverwachsungen (Spalte 7) bei den einzelnen Arten beigefügt. Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß die häufigst in Deutschland angepflanzten Pinusarten zu einer starken Änderung der Nadelzahl befähigt sind. Von anderen Spezies standen mir größtenteils nur einzelne Gartenexemplare, an denen die Abweichungen fast immer sehr gering waren, zur Verfügung. Vermutlich kommen aber auch bei ihnen oder wenigstens bei einem großen Teil von ihnen größere Unregelmäßigkeiten vor.

Im Vergleich zu den bis jetzt mitgeteilten Zahlen über das Variieren der Zahl der Nadeln am Kurztrieb sind Beobachtungen über Verwachsungen von Pinusnadeln auffallend gering. Strasburger[3] bildet eine Verwachsung der beiden Nadeln eines Kurz-

1) M. Kronfeld, Bemerkungen über Coniferen. Botan. Zentralbl. 1899, Bd. I, pag. 68.

2) Strasburger, Coniferen und Gnetaceen, pag. 387. Jena 1872.

3) Strasburger, l. c. Taf. XXVI, Fig. 11 u. 12.

triebes von P. Pumilio ab. Außerdem gibt Beissner[1]) solche für die Nadeln von P. Thunbergi monophylla Hort., P. Cembra monophylla Carr. und P. excelsa monophylla Carr. an. Hier sind jeweils sämtliche Nadeln der einzelnen Kurztriebe mehr oder weniger fest miteinander verschmolzen. Über Verwachsungen eines Teiles der Nadeln bei fünfnadeligen Kieferarten fehlen jegliche Notizen.

Mitteilungen über Verkümmerungen von Nadeln am Kurztrieb habe ich nirgends gefunden. Die Autoren begnügen sich zumeist mit einer Registrierung der abweichenden Zahlen. Darüber, wie diese anatomisch zustande kommen, sind keine Angaben gemacht. Ich habe deshalb in der vorliegenden Arbeit versucht, diese Lücke durch eine eingehende anatomische Untersuchung der abweichend benadelten Kurztriebe auszufüllen. Es ergab sich dabei, daß eine Reduktion der Bündel- bzw. Nadelzahl — (jeder Nadel kommt ein Bündel zu, das sich sekundär teilen kann) — einmal dadurch zustande kommen kann, daß entweder eine geringere Anzahl von Einzelbündeln von vornherein im Kurztrieb gebildet wird, oder aber, daß ein Teil der Bündel im Kurztrieb verkümmert und schließlich noch dadurch, daß zwei, drei oder gar vier Nadeln eines Kurztriebes miteinander verwachsen. Nadelvermehrung tritt ein durch Ausbildung einer größeren Zahl von Einzelbündeln oder durch eine Metamorphose von Niederblättern.

2. Wichtige Gesichtspunkte.

Es ist unmöglich, den Entwicklungsgang abweichend benadelter Kurztriebe zu studieren, sondern man ist allein auf die fertig ausgebildeten angewiesen. Man muß deshalb an diesen Objekten nach Anhaltspunkten für die Erklärung des Zustandekommens der Abweichungen in Gestalt und Zahl der Nadeln suchen, und als solche haben sich in erster Linie die Ursache der morphologischen Gestaltung der Pinusnadeln und die Beziehungen zwischen Nadelzahl und Leitbündelverlauf im Kurztrieb erwiesen.

Für die eigenartige Gestaltung der Pinusnadeln ist der Raum innerhalb der Niederblattscheide des Kurztriebes maßgebend. Dieser ist bei der Gattung Pinus zylindrisch. Die Nadeln werden bei ihrem interkalaren Längenwachstum durch diesen Hohlzylinder hindurchgeschoben, der damit ausschlaggebende Bedeutung für die Gestaltung der Blätter erhalten muß. Bei solchen sehr beschränkten Raumverhältnissen und dem Bestreben der Blattanlagen sie vollständig auszunutzen, kommt es nun dazu, daß die Summe der Volumina der Nadeln eines

---

1) L. Beissner, Handbuch der Nadelholzkunde, pag. 249, 280 u. 286. Berlin 1891.

Kurztriebes in der Regel gerade das Volumen eines Zylinders ausmacht. Daher die Zylinderform der Nadeln von P. monophylla Torrey et Fremont, die halbzylindrische Ausbildung der Nadeln des Kurztriebes zweinadeliger Kiefernarten und die prismatische Gestalt der Blätter drei- und fünfnadeliger Spezies. Diese letzteren sind von zwei radiär gestellten Prismenflächen und einem Drittel bzw. einem Fünftel Zylindermantel begrenzt. So kommt es, daß bei dreinadeligen Kurztrieben der Winkel der Prismenflächen der Nadeln etwa $360:3 = 120^0$ und bei fünfnadeligen etwa $360:5 = 72^0$ beträgt. Diese einfache Beziehung zwischen der Nadelzahl am Kurztrieb und der Querschnittsform der Nadeln hat Eichler[1]) in eine Regel gefaßt, nach der die Querschnitte der Nadeln Kreissektoren sind, deren Zentriwinkel sich dadurch ermitteln lassen, daß man die 360 Bogengrade des Kreises mit der Anzahl der Nadeln am Kurztrieb dividiert. Die Querschnittsform ist also eine einfache Funktion des in der Niederblattscheide verfügbaren Raumes. Diese Regel hat weitgehende Gültigkeit. Man findet sie bei normalen Kurztrieben allenthalben bestätigt. Nur bei einem Teile der variierenden Kurztriebe erfährt sie eine Einschränkung, von der unten noch die Rede sein wird.

In Übereinstimmung mit Eichler's Regel ist die naturgemäße Einteilung der Pinusarten nach der normalen Anzahl der Nadeln am Kurztrieb in die vier Typen des ein-, zwei-, drei- und fünfnadeligen Kurztriebes (vgl. Zang)[2]). Aus praktischen Gründen ist diese Einteilung der Reihenfolge in der Besprechung der einzelnen Arten nicht zugrunde gelegt.

Als wesentlicher wie die eben gemachten Ausführungen über das Zustandekommen der Querschnittsform der Kiefernnadeln erwiesen sich für die folgenden Untersuchungen die Beziehungen zwischen Nadelzahl und Leitbündelverlauf im Kurztrieb. Sie lassen sich leicht durch einen Vergleich des Bündelverlaufes in den Kurztrieben zwei-, drei- und fünfnadeliger Kiefernarten feststellen.

Die in einem zwei Nadeln tragenden Kurztrieb einer normal zweinadeligen Spezies an der Basis des Kurztriebes, also in nächster Nähe der Ansatzstelle am Langtrieb, zu einem geschlossenen Hohlzylinder vereinigten Bündelelemente treten etwa in der Mitte des Kurztriebes in zwei Bündel — Vollbündel — auseinander. Diese teilen sich ihrerseits ebenfalls im Kurztrieb noch einmal in je zwei kleinere Bündel, die ich Halbbündel nennen will, da sie durch sekundäre

---

1) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1889, Bd. II, pag. 30.

2) W. Zang, Die Anatomie der Kiefernnadel und ihre Verwendung zur systematischen Gliederung der Gattung Pinus. Dissert. Gießen 1904, pag. 12.

Zweiteilung aus einem größeren, einem primären Vollbündel, hervorgegangen sind, das seinerseits die Summe der einer normalen Nadel zukommenden Bündelelemente enthält. Diese beiden Halbbündel sind dann auch in der Nadel, wenigstens bis in die Nähe der Nadelspitze, wo sie sich in der Regel wieder zu einem einzigen Bündel vereinigen, anzutreffen. Es entspricht also den Bündelelementen jeder Nadel des zweinadeligen Kurztriebes die Hälfte der Elemente des Bündelverbandes an der Basis des Kurztriebes.

Genau das Gleiche gilt auch für die abnormal zweinadeligen Kurztriebe von P. monophylla, nur daß bei diesen die sekundäre Spaltung der Vollbündel unterbleibt.

Die gleichen Verhältnisse wie bei normal zweinadeligen Arten zeigen sich auch bei den dreinadeligen, nur daß hier die Dreiteilung der Bündelelemente im Kurztrieb entsprechend dem Vorhandensein von drei Nadeln am Kurztrieb an Stelle der Zweiteilung tritt. Eine sekundäre Spaltung jedes einzelnen dieser drei primär gebildeten Vollbündel tritt ebenfalls auf, so daß jede Nadel auch zwei Halbbündel in einer gemeinsamen Endodermisscheide besitzt. Nur bei P. edulis fehlt wie bei P. monophylla diese Aufteilung.

Bei allen fünfnadeligen Pinusarten erfolgt im Kurztrieb eine Fünfteilung des Bündelzylinders, und jede Nadel wird von einem einzigen Leitbündel, einem Vollbündel, durchzogen. Sekundäre Teilung in Halbbündel findet nicht statt.

Es ist also daraus zu erkennen, daß für zweinadelige Kiefernarten eine Spaltung der an der Basis des Kurztriebes zu einem geschlossenen Hohlzylinder vereinigten Bündelelemente in zwei, für dreinadelige Arten in drei und für fünfnadelige in fünf Vollbündel charakteristisch ist. Eine einfache Nadel erhält also nie die Gesamtheit der im Kurztrieb vorkommenden Bündelelemente, sondern stets nur einen Teil, höchstens die Hälfte derselben. Das gilt auch für die Nadel von P. monophylla Torrey et Fremont, wie gleich des Näheren gezeigt werden wird.

3. Pinus monophylla Torrey et Fremont.

Obgleich bei P. monophylla der einnadelige Kurztrieb das normale Verhalten dieser Art darstellt, erwies sich eine ausführliche Behandlung desselben als notwendig. Es stellte sich nämlich heraus, daß der einnadelige Kurztrieb vom zweinadeligen abzuleiten ist, und außerdem sind die Nadeln dieser Art hinsichtlich ihrer Wertigkeit noch von ganz besonderem Interesse.

Diese Nadeln besitzen eine scharfe, dornige Spitze und sitzen einzeln an den Kurztrieben. Man war nun lange der Ansicht, daß sie das Ergebnis einer Verwachsung zweier Nadeln seien, und Lauche[1]) vertritt auch noch diesen Standpunkt. Strasburger[2]) hatte schon vorher die Frage nach der Wertigkeit der Nadeln von P. monophylla auf Grund der Erscheinung, daß sich „der Bündelkreis im Kurztrieb einseitig öffnet und als einfaches und einfach bleibendes Bündel in die die Achse scheinbar unmittelbar fortsetzende Nadel eintritt", dahingehend beantwortet, daß es sich um ein einfaches Blatt handele. Zu dem gleichen Resultat kam Thomas[3]). Nach seiner Ansicht lassen „das einfache Leitbündel mit deutlichem oben und unten und die Stellung der Harzkanäle keinen Zweifel darüber, daß man es mit einer einzigen allein zur Entwicklung kommenden Nadel zu tun hat". (Vgl. auch Anmkg. 4 u. 5.)

Für die Beurteilung der Wertigkeit der Nadel von P. monophylla ausschlaggebend ist die Frage nach dem Zustandekommen der Dorsiventralität des einfachen Leitbündels, das den Nadeln dieser Art zukommt. Nach Strasburger[2]) soll sie, wie schon erwähnt, das Resultat des einseitigen Öffnens des Bündelringes im Kurztrieb sein, und Zang[6]) gibt an, daß sich parenchymatisches Gewebe keilförmig zwischen die Bündelelemente des Kurztriebes schiebt, und daß durch Zunahme der Keildicke nach oben das Leitbündel seine definitive Gestalt erhält.

Beides entspricht nicht ganz den Tatsachen. Ein wichtiges Moment wurde von beiden Forschern übersehen, nämlich die Verkümmerung

1) Lauche, Deutsche Dendrologie, 1880.

2) Strasburger, l. c. pag. 389.

3) F. Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferenblätter. Pringsheims Jahrb. 1865, pag. 24.

4) Auch Beissner *) schließt sich dieser Ansicht an.

5) Auf eine weitere Auffassung, die sich bei Bertrand **) findet und überhaupt den Blattcharakter der Pinusnadel leugnet, will ich nicht näher eingehen, da diese Frage für die vorliegende Untersuchung nicht von Bedeutung ist. Außerdem ist die Tatsache, daß die Pinusnadel ein Blatt ist, nicht im geringsten zu bezweifeln. Das zeigt am deutlichsten das pag. 422 u. f. beschriebene nachträgliche Auswachsen von Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes in Nadeln, die den primär entstandenen völlig gleichen. Auch Zang †) hat ohne Kenntnis dieser Tatsache unter Zuhilfenahme von Untersuchungen Goebels ††) gezeigt, daß die Pinusnadel wirklich ein Blatt ist.

6) Zang, l. c. pag. 38.

*) Beissner, l. c. pag. 254.

**) C. E. Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. Annales des sciences naturelles, V. Serie, Bot., XX (1874), pag. 71.

†) Zang, l. c. pag. 13.

††) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 547. Jena 1901.

der einen Hälfte der Bündelelemente im Kurztrieb, die allerdings mehr oder weniger den Anschein eines einseitigen Öffnens erweckt. In jedem einnadeligen Kurztrieb von P. monophylla ist an der Basis des Kurztriebes der gleiche geschlossene Bündelring anzutreffen (Taf. XV, Fig. I, *1*) wie bei allen übrigen Arten. Dieser Bündelring, der etwa in der Mitte des Kurztriebes noch vertreten ist, beginnt dann einseitig schwächer zu werden (Taf. XV, Fig. I, *2*). Aus der geschwächten Partie verschwinden nach oben einzelne Teile (Taf. XV, Fig. I, *3*) und schließlich nach und nach die ganze eine Hälfte des Bündelzylinders. Die Tracheiden dieses Teiles endigen blind und keilen sich in dickwandiges Parenchym ein, und auch die Siebröhren gehen in Parenchymzellen über. Auf diese Weise erhält das eigentliche Nadelbündel seine definitive Gestalt (Taf. XV, Fig. I, *4*). Ein Vergleich dieses Bündelverlaufes mit dem im zweinadeligen Kurztrieb (vgl. pag. 388) zeigt nun aufs deutlichste, daß die Elemente des geschlossenen Bündelzylinders an der Basis des Kurztriebes zwei Vollbündeln entsprechen. Diese sind im einnadeligen Kurztrieb an der Basis auch noch angelegt, aber die Bündelelemente für das eine Vollbündel verbleiben im Kurztrieb, wo sie früher oder später in Parenchym übergehen. Es verkümmert also das Bündel für die zweite Nadel und damit auch die Nadel selbst. Es ist also kein bloßes einseitiges Öffnen, sondern es findet im Kurztrieb eine deutliche Reduktion der an der Basis angelegten zwei Vollbündel auf ein einziges statt, das dann als einfaches dorsiventrales Leitbündel die Nadel durchzieht. Damit ist die Einwertigkeit der Nadel des einnadeligen Kurztriebes von P. monophylla zwar schon sichergestellt. Es lassen sich aber noch andere von früheren Forschern nicht genügend oder gar nicht berücksichtigte Momente verwenden.

Hierher gehört aber nicht die ausnahmslose Einspitzigkeit der Nadel, denn ich habe bei P. silvestris und P. Pumilio einnadelige Kurztriebe gefunden, deren Nadeln ohne Zweifel trotz ihrer Einspitzigkeit eine Verwachsung von zwei Nadeln darstellen.

Wohl aber kann die Dorsiventralität des Leitbündels ohne Berücksichtigung der Art ihres Zustandekommens durch die Verkümmerung des zweiten Nadelbündels dafür in Anspruch genommen werden; denn es ist kaum anzunehmen, daß bei der Voraussetzung einer Verwachsung zweier Nadeln alle Elemente des Bündelzylinders des Kurztriebes als d o r s i v e n t r a l e s Leitbündel in die Nadel eintreten sollen. Das einfachste und nach den im zweinadeligen Kurztrieb von P. monophylla vorliegenden Verhältnissen einzig denkbare wäre dann, daß dieser geschlossene Bündelzylinder entweder als Ganzes oder nach einer Auf-

teilung in zwei Halbzylinder in die Nadel eintreten würde. Da aber in der Nadel nur ein Halbzylinder als dorsiventrales Leitbündel vertreten ist, so ist dies ein Beweis für ihre Einwertigkeit.

Außerdem liefert ein Vergleich der anatomischen Verhältnisse des Erstlingsblattes mit der Nadel eine weitere Stütze. Mohl[1]) hat diesen bei seinen Untersuchungen über Sciadopytis ebenfalls mit Erfolg verwendet. Er fand, daß das einwertige auf die Kotyledonen folgende Erstlingsblatt von Sciadopitys verticillata stets nur von einem einzigen Leitbündel durchzogen ist, und daß die definitive Nadel stets von zwei vollständig getrennten Bündeln, deren jedes seine eigene Endodermisscheide besitzt, durchsetzt wird. Diese Tatsache war mit auschlaggebend für seine Folgerung, daß es sich bei Sciadopitys um eine Doppelnadel[2]) handele. Bei P. monophylla besteht nun ein derartiger Unterschied im Typus zwischen Erstlingsblatt und Nadel nicht. Beide haben ein Leitbündel in kreisförmiger Scheide. Die Unterschiede sind nur quantitativer Art. Das Erstlingsblatt hat schwächer verdickte Epidermiszellen; das Hypoderm ist einschichtig, selten stellenweise zweischichtig, oder es kann auf kurze Strecken ganz fehlen, während das der definitiven Nadel in der Regel mehrschichtig (zwei- bis dreischichtig) ist und sich zwischen den Spaltöffnungsreihen keilförmig in das Assimilationsparenchym vorschiebt. Zang[3]) gibt für die Nadel von P. monophylla stets einschichtiges Hypoderm an; das trifft nach meinen Beobachtungen nur bei nicht vollständig ausgebildeten Nadeln zu, bei denen dies allerdings häufig vorkommt. Die Spaltöffnungen des Erstlingsblattes sind nur wenig kleiner als die der Nadel, und im Assimilationsgewebe ergeben sich keine Unterschiede. Das Leitbündel des Erstlingsblattes besitzt weniger Elemente im Holz- und Siebteil und die Zellen der Endodermis sind gewöhnlich etwas kleiner wie bei der Nadel. Qualitativ besteht also kein Unterschied zwischen beiden, und diese Übereinstimmung ist eine weitere Bestätigung der Auffassung, daß die zylindrische Nadel von P. monophylla wirklich nur ein einziges Blatt ist.

Auch die entwicklungsgeschichtliche Prüfung bestätigt diesen Befund.

Zunächst möchte ich eine kurze Skizze der Entwickiung des benadelten Kurztriebes zwei-, drei und fünfnadeliger Pinusarten vorausschicken, da diese das für die Gattung Pinus typische Verhalten

---

1) H. v. Mohl, Morphologische Betrachtungen der Blätter von Sciadopytis. Botan. Ztg. 1871, pag. 7.

2) Goebel (l. c. p. 628) ist anderer Ansicht. Er hält sie für ein Phyllocladium.

3) Zang, l. c. pag. 19.

zeigen, von dem P. monophylla in einigen Punkten etwas abweicht. Die Arten des zwei-, drei- und fünfnadeligen Typs verhalten sich in allen wesentlichen Punkten gleich, so daß die folgende Schilderung für P. Pumilio ohne weiteres auch auf die übrigen angewendet werden kann.

Sehr frühzeitig entstehen in den Achseln der Knospenschuppen der die Langtriebe abschließenden Gipfelknospen die Vegetationspunkte der Kurztriebe. Bei diesen „überzieht eine kontinuierliche Dermatogenschicht zunächst den Scheitel: unter derselben befindet sich eine doppelte Lage Periblem und das spitz nach oben zulaufende Plerom: die beiden letzteren nur schwach voneinander geschieden" (Strasburger)[1]. Dieser Vegetationspunkt schnürt nun eine größere Anzahl von Niederblättern seitlich ab und zwar so, daß man auf Längsschnitten stets Neubildungen verschiedenen Alters trifft. Nach Beendigung der Niederblattbildungen entstehen die Nadelanlagen als kegelförmige Erhebungen um den Vegetationspunkt des Kurztriebes, der seinerseits an seiner ursprünglichen Stelle bleibt und auch an völlig ausgebildeten Kurztrieben und am Ende der verkürzten Achse II. Ordnung stets als unscheinbarer kleiner Höcker anzutreffen ist. Die Nadelanlagen wachsen nun rasch in die Länge und bilden je eine Spitze aus, die die Fähigkeit zur weiteren Streckung bald einbüßt. Der übrige Zuwachs erfolgt interkalar von der basalen Zone der jungen Nadel aus.

Bei P. monophylla ist der Entwicklungsgang des Kurztriebes im wesentlichen der gleiche. Nur ein wichtiger Unterschied tritt dabei zutage. Es bleibt kein Kurztriebvegetationskegel an der Nadelbasis, sondern alles embryonale Gewebe, das nicht an der Bildung von Niederblättern beteiligt war, geht restlos in der einzigen Nadelanlage auf.

Bei einem Vergleich der Erscheinung, daß der Vegetationspunkt am Ende des Kurztriebes verschwunden ist, mit der gleichen bei Sciadopitys verticillata scheint es sich auf den ersten Blick um etwas ähnliches wie bei dieser Art zu handeln, das eher für eine Nadelverwachsung spricht wie dagegen. Bei Sciadopitys wird nämlich der Vegetationspunkt der sekundären Achse von den verschmolzenen Nadelanlagen mit in die Höhe gehoben, was der Umstand klar beweist, daß man Durchwachsungen[2]) der Doppelnadel von Sciadopitys beobachtet hat. Das Doppelblatt hatte sich gespalten und zwischen seinen Teilhälften war eine kleine Achse entstanden, die an ihrem Scheitel einen Wirtel neuer Doppelnadeln trug.

---

1) Strasburger, l. c. pag. 384 u. 385, Taf. XXIII, Fig. 15.

2) Vgl. Strasburger, l. c. pag. 388.

Wenn dieser Fall dem von P. monophylla homolog wäre, so müßte zwischen den Nadeln der zweinadeligen Kurztriebe von P. monophylla der Vegetationspunkt des Kurztriebes noch vorhanden sein. Davon, daß das aber nicht der Fall ist, kann man sich leicht auf jedem Längsschnitt durch den Kurztrieb und den proximalen Teil der Nadeln überzeugen. In keinem Falle habe ich bei zweinadeligen Kurztrieben den Vegetationspunkt des Kurztriebes noch vorgefunden. Es muß daher hier ebenfalls alles embryonale Gewebe bei der Bildung der beiden Nadeln aufgebraucht worden sein. Die Strasburger'sche[1]) Angabe, daß der verschrumpfte Vegetationskegel des normalen Kurztriebes von P. monophylla an der Basis der Nadel häufig noch nachzuweisen sei, konnte ich nicht bestätigen. Man kann sich in der Tat bei beiläufigen Untersuchungen, wie sie die Strasburger's ist, sehr leicht täuschen, da die Niederblätter auf kleinen Erhebungen stehen, die einem Kurztriebvegetationspunkt nicht unähnlich sind, wenn die Blätter sich mit einigermaßen glatter Oberfläche losgelöst haben. Man darf deshalb diese Untersuchung nur an jungem Material ausführen, an dem wenigstens die jüngsten Niederblätter noch vollzählig erhalten sind. In diesem Falle zeigt jeder Längsschnitt, daß alle diese Erhebungen Niederblätter tragen.

Dieser Vergleich hat ergeben, daß bei P. monophylla ganz andere Verhältnisse vorliegen als bei Sciadopitys verticillata. Wenn man weiter daraus auch nicht direkt einen Schluß auf die Wertigkeit der fraglichen Pinusnadel ziehen darf, so war der Vergleich in diesem Zusammenhang doch nicht minder interessant.

Man könnte nun auf Grund der Tatsache, daß an der Basis jedes Kurztriebes von P. monophylla die Bündelelemente für zwei Nadeln vertreten und zweinadelige Kurztriebe auch relativ häufig sind, annehmen daß eine zweite Nadelanlage an einem im ausgebildeten Zustand einnadeligen Kurztrieb gelegentlich vorkommen könne. Das konnte ich jedoch nicht ein einziges Mal beobachten. Stets setzte die Nadel, ohne eine weitere Anlage irgendwelcher Art am Ende der sekundären Achse zurückzulassen, letztere direkt fort.

Aus den vorstehenden Ausführungen geht also hervor, daß die Nadel des einnadeligen Kurztriebes von P. monophylla ein einfaches Blatt ist. An der Basis des Kurztriebes dieser Art sind zwar die Bündelelemente für zwei Nadeln vertreten. Aber die einem Vollbündel

---

1) Strasburger, l. c. pag. 389.

entsprechende Hälfte des Bündelzylinders verkümmert im Kurztrieb, und daraus resultiert der einnadelige Kurztrieb. Dieser leitet sich also eigentlich vom zweinadeligen durch Verkümmerung eines Nadelbündels ab.

4. Einnadelige Kurztriebe bei normal zweinadeligen Kiefern.

Einnadelige Kurztriebe bei normal zweinadeligen Kiefern sind ziemlich häufig. Ich habe sie bei allen von mir darauf abgesuchten Arten gefunden. (Vgl. Tabelle pag. 436.)

In der Art der Verringerung der Nadelzahl ergaben sich bei den einzelnen Spezies keinerlei Verschiedenheiten. Bei allen kommt die Reduktion entweder durch eine Verkümmerung einer Nadel oder durch eine Verwachsung beider zustande; es müssen also Kurztriebe mit einer einwertigen und solche mit einer zweiwertigen Nadel unterschieden werden.

a) Kurztriebe mit einer einwertigen Nadel.

In vielen Fällen sind die einwertigen Nadeln auf den ersten Blick als solche erkennbar. Aber oft muß man noch die mikroskopische Untersuchung zu Hilfe nehmen, die in allen diesen Fällen Reduktion der Nadelzahl durch Bündelverkümmerung ergibt. Die Nadeln sind entweder halbzylindrisch wie die normale Nadel oder auf dem größten Teil ihrer Länge zylindrisch und nach der Spitze zu halbzylindrisch werdend, oder sie zeigen auf der dem Holzteil des Leitbündels zugekehrten Seite eine mehr oder weniger tiefe Furche, und schließlich können sie auch vollständig zylindrische Gestalt wie die Nadel von P. monophylla haben, was aber nicht häufig vorkommt.

Die Zylinderform ist die einzige des einnadeligen Kurztriebes, die Eichler's Regel ganz entspricht. Daß gerade diese — wie schon erwähnt — bei zweinadeligen Spezies selten vorkommt und die anderen Möglichkeiten der Ausbildung einwertiger Nadeln nach der Zahl vorherrschen, erscheint auf den ersten Blick unverständlich. Aber es lassen sich überall Anzeichen finden, die Mittel an die Hand geben, diese Abweichungen von der Norm in einfacher Weise zu erklären.

Den einfachsten Fall bietet also die zylindrische Nadel des einnadeligen Kurztriebes. Ihr kreisförmiger Querschnitt läßt sich aus der Tatsache erklären, daß keine zweite Nadel ihr den zur Verfügung stehenden Raum in der Niederblattscheide streitig gemacht hat. Solche Nadeln habe ich bei P. Pumilio gefunden. Anatomisch zeigten sie gegenüber den normalen keine Unterschiede.

Eine Abart der eben beschriebenen Form wird durch diejenige zylindrische Nadel repräsentiert, die nach der Spitze zu sich allmählich einseitig abflacht und in die halbzylindrische Gestalt übergeht. Ob ein einseitiger Druck in einem jugendlichen Stadium diese Ausbildung veranlaßt hat, oder ob es sich um eine starke Anlehnung an das normale Aussehen der Nadeln zweinadeliger Kurztriebe handelt, wie es bei P. Cembra häufig vorkommt (s. pag. 428), kann nicht festgestellt werden. Vielleicht ist es aber auch darauf zurückzuführen, daß an der Spitze überhaupt eine größere oder geringere Variabilität der Gestaltung möglich ist. Bei P. Cembra und namentlich bei P. Pumilio habe ich häufig Nadeln gefunden, die ihre Querschnittsform an der Spitze nach dem Kreis bzw. nach der Ellipse mehr oder weniger stark verschoben hatten.

Sehr viel Ähnlichkeit mit den beiden beschriebenen Formen hat eine dritte. Sie erscheint auf dem größten Teil ihrer Länge zylindrisch und nur in der Nähe der Spitze wird eine Furche deutlich erkennbar. Diese setzt sich aber, wie die mikroskopische Betrachtung ergibt, stets bis zur Nadelbasis fort. Über den Umstand, der diese eigentümliche Ausbildung veranlaßt, geben Längsschnitte, die senkrecht auf den die Furche bildenden Flächen stehen und das obere Ende des Kurztriebes treffen, Auskunft. Man findet, daß in dieser Furche der Vegetationskegel des Kurztriebes eingeschlossen ist. Es hat also offenbar in diesem Falle die Nadelanlage nicht vermocht, den Kurztriebvegetationskegel bei Seite zu schieben, wie es in den beiden erstgenannten Fällen geschehen ist. Dieses Unvermögen hat an der Nadelbasis dazu geführt, daß sich der Vegetationskegel sozusagen in die ursprünglich zylindrische Nadelanlage hineingekeilt hat, wodurch naturgemäß auf dieser Seite eine Furche zustande kommen mußte, da ja der basale Teil der Nadel die Zone darstellt, von der das ganze Längenwachstum ausgeht. Daß die gegebene Erklärung richtig ist, zeigt auch jeder Querschnitt (Taf. XV, Fig. II) durch die Nadel. Beim Anblick eines solchen Bildes gewinnt man in der Tat sofort den Eindruck, als ob diese Einbuchtung durch einen einseitigen Druck auf die Oberfläche eines Zylinders entstanden wäre. Der ganze zentrale Teil hat eine starke Einknickung erfahren, so daß die beiden Leitbündel ungefähr um 150° zueinander gedreht erscheinen, also in einem wesentlich größeren Winkel wie in der normalen Nadel, wo er 90° nicht zu übersteigen pflegt. Beide Bündel sind, wie bei allen einwertigen Nadeln, von einer einzigen Endodermisscheide umschlossen. Die Harzkanäle sind, wie bei zylindrischen Nadeln, gleichmäßig über die Peripherie verteilt.

Die halbzylindrische Nadel zeigt keinerlei Verschiedenheiten im Vergleich zur normalen Nadel zweinadeliger Kurztriebe. Diese starke Abweichung vom typischen Verhalten einnadeliger Kurztriebe ist nun in allen derartigen Fällen auf die Anwesenheit deutlicher Rudimente der zweiten Nadel zurückzuführen, die an diesen Kurztrieben stets in der verschiedensten Ausbildung vorhanden sind. Die Nadel teilt sich mit dem Rudiment in den Raum der zylindrischen Niederblattscheide nahezu gleichmäßig, und damit erklärt es sich, daß sie nur etwa die Hälfte des Zylindervolumens einnimmt. Genau dieselbe Rolle, die der Vegetationspunkt des Kurztriebes bei der gefurchten Nadel spielt, kommt hier dem Nadelrudiment zu. Es beeinflußt ebenfalls in der allein zur Streckung in die Länge befähigten Region die Gestaltung des ganzen Organs. Der Vegetationskegel des Kurztriebes bleibt zwischen Nadel und Nadelrudiment am oberen Ende des Kurztriebes zurück.

Die Verkümmerung der Leitbündel für die zweite Nadel erfolgt in den vier beschriebenen Fällen in genau derselben Weise. Sie stimmt vollständig mit der für P. monophylla geschilderten typischen Art überein. Die Verschiedenartigkeit in der Gestaltung einwertiger Nadeln erklärt sich dadurch, daß andere oder gleichartige Elemente den Nadeln den Platz in der Niederblattscheide streitig machen.

b) Kurztriebe mit einer zweiwertigen Nadel.

Verwachsungen beider Nadeln am Kurztrieb zweinadeliger Pinusarten sind nicht so häufig wie einwertige Nadeln. Aber trotzdem sind sie nicht gerade selten und bei aufmerksamem Absuchen wird man auch immer welche finden.

Ein Teil derselben ist ohne Schwierigkeit als Verwachsung beider Nadeln mit unbewaffnetem Auge zu erkennen. Diese besitzen eine sehr große Ähnlichkeit mit den einwertigen zylindrischen gefurchten. Aber sie sind in der Regel doch schon makroskopisch von letzteren zu unterscheiden; denn sie spalten sich in der Nähe des oberen Endes gewöhnlich vollständig auf, so daß jedes dieser Gebilde zwei Spitzen als äußerliches deutliches Zeichen der Zweiwertigkeit erhält.

Verfolgt man nun hier den Verlauf der Blattspuren im Kurztrieb, so ergibt sich im Vergleich zum normalen Verhalten des zweinadeligen Kurztriebes kein Unterschied. Sämtliche im Kurztrieb vertretenen Bündelelemente treten in Gestalt von zwei Vollbündeln, die sich in je zwei Halbbündel aufspalten, in die Nadel ein, so daß ein Zweifel an ihrer Zweiwertigkeit nicht bestehen kann. In dem Gebilde sind also vier Leitbündel (Taf. XV, Fig. III) vorhanden und zwar je zwei in einer

gemeinsamen Endodermisscheide, deren Längsrichtung im Querschnittsbild der der normalen Nadeln eines zweinadeligen Kurztriebes ungefähr entspricht. Beide Nadeln sind nur mehr oder weniger mit ihren flachen, dem Holzteil der Leitbündel zugekehrten morphologischen Oberseiten verschmolzen. Diese Verwachsung schreitet höchstens bis etwa in die Mitte dieser Seiten fort, so daß die übrigen freien Teile der Oberseite der Nadeln eine längsverlaufende Furche bilden. Nach dem oberen Ende löst sich diese Verschmelzung, wie schon erwähnt, wieder auf, so daß jeder Nadel eine freie Spitze zukommt. Strasburger[1]) hat einen Querschnitt durch eine solche Nadel abgebildet. Er führt diese Art der Verschmelzung als homolog zur Verwachsung der beiden Nadeln der sekundären Achse von Sciadopytis an, indem hier wie bei Sciadopytis der Vegetationspunkt des Kurztriebes von den verschmolzenen Nadeln mit in die Höhe gehoben werden soll. Daß das aber nicht der Fall ist, konnte an Längsschnitten durch Nadelbasis und Kurztrieb leicht festgestellt werden. An allen diesen Kurztrieben war der Vegetationskegel am oberen Ende des Kurztriebes anzutreffen, eingeschlossen in die Furche der Doppelnadel[2]). Ich habe Kurztriebe mit derartig verwachsenen Nadeln gefunden, bei denen beide Nadeln bis über die Hälfte ihrer Länge vollständig frei waren, bis zu solchen, deren Zweispitzigkeit undeutlich war, aber bei allen konnte der Vegetationspunkt des Kurztriebes mit großer Sicherheit an der Ursprungsstelle der zweiwertigen Nadel am Kurztrieb nachgewiesen werden. Alle diese Tatsachen zeigen deutlich, daß diese Art der Verwachsung so locker ist, daß sie kaum mit als Beweis für die kongenitale Verwachsung der Nadeln von Sciadopitys herangezogen werden kann.

Es fehlt aber auch wieder nicht an einer kongenitalen Verwachsung der beiden Nadeln des zweinadeligen Kurztriebes, die ihrerseits wohl als homologes Gebilde der Doppelnadel von Sciadopytis an die Seite gestellt werden darf (Taf. XV, Fig. IV). An diesen konnte ich den Vegetationspunkt des Kurztriebes an der Basis der Nadel und an der Spitze nicht mehr nachweisen, so daß er also in der Doppelnadel aufgegangen sein dürfte. Ich habe solche Nadeln nur bei P. silvestris und P. Pumilio gefunden. Man wird diese bei makroskopischer Be-

---

1) Strasburger, l. c. pag. 387 und Taf. XXVI, Fig. 11 u. 12.

2) Die Vermutung Goebel's (Organographie, pag. 628), daß die Verwachsung der beiden Nadeln des zweinadeligen Kurztriebes von P. Pumilio auch zustande kommen könne, wenn der Vegetationskegel des Kurztriebes an seiner ursprünglichen Stelle zurückbleibt, wird damit bestätigt, d. h. wenigstens für den von Strasburger beschriebenen Fall. Allgemein trifft das jedoch nicht zu (siehe unten).

trachtung stets für einfache Blätter halten, denn sie sind den normalen gegenüber nicht durch besondere Merkmale, die direkt auf eine Verwachsung hindeuten, ausgezeichnet. Es ist stets nur eine einzige Spitze ausgebildet, und im Innern sind zwei Leitbündel von einer gemeinsamen Endodermisscheide umgeben. Es könnte nach einem Vergleich mit Sciadopytis höchstens das Auftreten zweier Längsfurchen auf den dem Xylem und dem Phloëm zugekehrten Seiten dafür in Anspruch gegenommen werden. Aber die dem Siebteil zugekehrte Furche fehlt öfters und ist — wenn vorhanden — nur schwach ausgebildet. Sie reicht in der Regel nur bis zur Mitte der Nadel oder nur wenig darüber hinaus. Furchenbildung ist aber bei Pinus kein typisches Zeichen für Nadelverwachsungen, denn sie kommt auch bei einwertigen Nadeln (s. pag. 395) vor.

Aber jede Serie von Querschnitten zeigt klar und deutlich, daß hier keine einwertige Nadel vorliegt. Der Bündelzylinder an der Basis des Kurztriebes teilt sich wie beim normal zweinadeligen Kurztrieb in zwei Bündel. Diese ändern ihre gegenseitige Lage durch Drehung derart, daß ihre Markstrahlen einen Winkel von etwa 90° bilden. So treten sie in die Nadel ein, ohne eine vorherige sekundäre Spaltung in Halbbündel. Die beiden einfachen Bündel in dieser Nadel sind also Vollbündel, obwohl sie in einer einzigen Endodermisscheide verlaufen; denn jedem einzelnen derselben kommt die Hälfte der Elemente des Bündelzylinders an der Basis des Kurztriebes zu, also die gleiche Anzahl wie einer normalen Nadel eines zweinadeligen Kurztriebes. Dieser Fall ist übrigens auch bei Nadelverwachsungen von P. Cembra nicht selten (vgl. pag. 406).

Schließlich deutet noch ein weiterer Befund an der Doppelnadel von P. Pumilio die Zweiwertigkeit an. Die beiden Vollbündel vereinigen sich nämlich nicht vor ihrer Auflösung in das Transfusionsgewebe, wie es für die Halbbündel der einwertigen Nadeln des zweinadeligen Kurztriebes die Regel ist. Dieses Kriterium gilt aber nur für P. Pumilio, da bei P. silvestris in normalen Nadeln auch gewöhnlich diese Verschmelzung unterbleibt.

Die Ähnlichkeit der Querschnitte dieses Typus der Pinusdoppelnadel mit der von Sciadopitys ist sehr groß. Bei Anwesenheit von zwei Furchen zeigt sie dieselben Umrisse wie das Doppelblatt von Sciadopytis. Die Furche auf der dem Holzteil zugekehrten morphologischen Oberseite ist auch in der Regel etwas tiefer als die der Unterseite. Nur kann man bei diesen Gebilden nicht in allen Fällen feststellen, daß die eigentliche Oberseite dieses Blattgebildes nach

unten gekehrt ist, wie das bei Sciadopitys stets der Fall ist. Durch diese Konstanz ist auch die Symmetrieebene der Doppelnadel von Sciadopytis genau festgelegt. Sie fällt mit einer Meridianebene zusammen. Die Symmetrieebene der Pinusdoppelnadel ist dagegen nicht genau fixiert. Sie kann auch eine verschieden starke Drehung aus der Medianen nach der Transversalen hin erfahren und zeigt damit das gleiche Verhalten wie die normalen Kurztriebe. Das Auseinanderweichen der beiden Vollbündel im Kurztrieb ist bei Pinus eben an keine unabänderlich bestimmte Richtung gebunden. Ein wichtigerer Unterschied gegen Sciadopytis ist die Tatsache, daß bei dieser Pinusdoppelnadel beide Leitbündel in einer einzigen Endodermisscheide verlaufen, während sie bei Sciadopytis stets scharf voneinander getrennt sind und jedes von seiner eigenen Endodermis umgeben ist. Die Endodermis der Pinusdoppelnadel erfährt nur an den Stellen, wo die Furchen verlaufen, eine unbedeutende Einbuchtung, die auf der morphologischen Unterseite auch dann vorhanden ist, wenn die entsprechende Furche fehlt.

Aus dem Vergleich mit Sciadopitys ist also ersichtlich, daß die Verwachsung dieser Pinusnadel noch viel weiter geht als bei Sciadopitys. Dafür spricht außerdem noch das Vorhandensein einer einzigen Spitze bei der Pinusdoppelnadel, während das Doppelblatt von Sciadopitys stets deren zwei besitzt und dadurch seine Zweiwertigkeit schon äußerlich verrät.

5. Pinus Cembra.

Es seien nunmehr die bei P. Cembra bei dem Variieren der Blattzahl am Kurztrieb auftretenden Verhältnisse erörtert; denn bei keiner der übrigen von mir untersuchten Arten war die Regelmäßigkeit so groß und auffallend wie gerade bei P. Cembra.

Kurztriebe mit anormaler Nadelzahl sind bei dieser Art keine Seltenheit und zwar besonders drei- und viernadelige. Auch sechs- und siebennadelige trifft man an sonst ganz normalen Zirbelkiefern öfters an. Dagegen wurden die Kurztriebe mit mehr als sieben und weniger als drei Nadeln fast nur an einem der vier Exemplare des Kieler botanischen Gartens gefunden. Von diesem stammen auch alle unten näher beschriebenen Nadelverwachsungen.

a) Kurztriebe mit einfachen Nadeln.

Fast alle mehr- oder wenigernadeligen Kurztriebe lassen sich bei P. Cembra von dem normalen fünfnadeligen und dem zehnnadeligen

Kurztrieb ableiten. Ich unterscheide deshalb zwei Subtypen, den fünfnadeligen und den zehnnadeligen.

Als Vertreter des fünfnadeligen Subtyps sind außer der Grundform vier-, drei-, zwei- und einnadelige Kurztriebe zu nennen. Bei diesen tritt zunächst stets die für den normalen Kurztrieb typische Aufteilung des Bündelzylinders in fünf Vollbündel auf, von denen beim fünfnadeligen Kurztrieb je eins eine Nadel versieht. Bei einer Reduktion der Blattzahl am Kurztrieb beginnt erst nach dieser Fünfteilung die Verkümmerung einzelner Bündel. Sie nehmen an Größe nach oben ab und treten dabei etwas schräg nach außen, so daß sie auf dem Querschnitt halblängs oder gar längs getroffen werden, was bei P. Cembra in der Regel ein typisches Zeichen für die Bündelverkümmerung ist. Tracheiden und Siebröhren machen einem dickwandigen Parenchym Platz und sind am Ende der sekundären Achse vollständig geschwunden.

Beim zehnnadeligen Kurztrieb spalten sich vom Bündelzylinder des Kurztriebes, der seine Gestalt übrigens vorher in ein fünfseitiges Prisma umgewandelt hat, zunächst fünf Leitbündel ab. Diese treten etwas weiter nach außen und stellen den äußeren Bündelkreis vor (Taf. XV, Fig. VI). Es bleiben nach der Trennung der Außenkreisbündel von diesem Bündelprisma fünf Bruchstücke für den inneren Kreis übrig. Diese vereinigen sich merkwürdigerweise stets noch einmal zu einem geschlossenen Bündelzylinder, der nach erneuter Prismenbildung zu den Gliedern des Außenkreises alternierend fünf Innenkreisbündel liefert, an deren Bildung diesmal die Elemente des Bündelprismas restlos beteiligt sind (Taf. XV, Fig. V, *1*). Die Innenkreisbündel und damit auch die zugehörigen Nadeln stellen den eigentlichen Stammkreis dar, während der Außenkreis als abgeleiteter Bündelkreis anzusprechen ist, was sich ohne weiteres daraus erklärt, daß die Nadeln des Außenkreises nachträglich umgewandelte Niederblätter[1]) sind, ihre Bündel also ursprünglich Niederblattbündel waren, die durch entsprechende Vergrößerung zu Nadelbündeln geworden sind. Die Nadeln beider Kreise zeigen anatomisch keine Unterschiede.

Vom zehnnadeligen Kurztrieb leiten sich durch Bündelverkümmerungen alle Kurztriebe mit mehr als fünf Nadeln (vgl. Taf. XV, Fig. V, *1* u. *2*) mit noch zu besprechenden wenigen Ausnahmen, außerdem ein kleiner Teil fünf- und viernadeliger und vereinzelt auch dreinadelige Kurztriebe ab. Verkümmerungen treten in weitaus der größten Mehrzahl der Fälle in beiden Kreisen auf. Das ist für acht-, sieben-

---

1) Der Beweis dafür wird pag. 422 u. f. erbracht.

und viernadelige Kurztriebe die Regel. Selten sind sie auf einen Kreis und zwar dann gewöhnlich den Außenkreis beschränkt. In ihm können auch alle Bündel verkümmern, was natürlich nur bei fünf- und weniger als fünfnadeligen Kurztrieben möglich ist. Bei den drei- und fünfnadeligen Kurztrieben, die sich vom zehnnadeligen Subtyp ableiten, war dies stets der einzig beobachtete Fall. Ihre Nadeln entstammten also alle dem Innenkreis. Bei viernadeligen Kurztrieben habe ich jedoch mehrfach gefunden, daß ein Teil ihrer Nadeln auch dem Außenkreis angehörte.

In zwei Ausnahmefällen tritt eine Vermehrung der Zahl der Bündel im Stammkreis ein. Im äußeren Kreis habe ich derartige Abweichungen nie konstatieren können, sondern nur im inneren.

Die erste dieser beiden Möglichkeiten besteht darin, daß im Bündelzylinder eine einfache Sechs- oder Siebenteilung an die Stelle der normalen Fünfteilung der Bündelelemente tritt, und immer die entsprechende Zahl von Nadeln zur Entwicklung kommt. Bei derartigen Kurztrieben kann der Außenkreis fehlen oder vorhanden sein. Das letztere habe ich jedoch nur ein einziges Mal bei einem elfnadeligen Kurztrieb beobachtet. Es kommt also hier einfach im Stammkreis eine größere Anzahl von Blättern zur Entwicklung als an normalen Kurztrieben, und wegen der engen Anlehnung dieser Art der Nadelvermehrung an das normale Verhalten habe ich sie primäre Vermehrung genannt, im Gegensatz zur sekundären, die stets mit einer Metamorphose einer anderen Blattgattung und der Bildung abgeleiteter Kreise verbunden ist. Als Beispiele für letztere sind bereits der zehnnadelige Kurztrieb von P. Cembra und seine Abkömmlinge beschrieben.

Bevor ich auf den zweiten stark abweichenden Fall der Bündelmehrung im Stammkreis eingehe, sei zunächst die von mir an den einzelnen Kurztrieben beobachtete Verteilung der ausgebildeten Nadeln auf die beiden Nadelkreise in folgender Zusammenstellung wiedergegeben.

1nadeliger Kurztrieb	**1**			
2 „ „	**2**			
3 „ „	**3**	0 + **3**		
4 „ „	**4**	0 + **4**	1 + **3**	2 + **2**
5 „ „	**5**	0 + **5**		
6 „ „	**6**	2 + **4**	3 + **3**	
7 „ „	**7**	3 + **4**	4 + **3**	
8 „ „		3 + **5**	4 + **4**	
9 „ „		4 + **5**	5 + **4**	
10 „ „		5 + **5**		
11 „ „		5 + **6**		

Die für den Stammkreis gültigen Zahlen sind darin durch besondere Größe und stärkeren Druck ausgezeichnet.

Die weitere Möglichkeit der Bündelvermehrung im Stammkreis besteht in der Zweiteilung einzelner Bündel (vgl. Taf. XV, Fig. VIII, *2* u. *3*). Diese habe ich bei Kurztrieben mit einfachen Nadeln nur ein einziges Mal bei einem viernadeligen Kurztrieb, bei solchen mit verwachsenen Nadeln dagegen häufiger beobachtet. Dieser viernadelige Kurztrieb leitete sich vom zehnnadeligen Subtyp ab. Die Bündel des Außenkreises verkümmerten sämtlich und außerdem zwei im Innenkreis. Eines der drei übrigbleibenden Nadelbündel nahm nun mit der zunehmenden Verkümmerung der beiden anderen Bündel an Größe zu und teilte sich schließlich sekundär in zwei gleichgroße Hälften, von denen jede eine Nadel versah. Dieses Bündel hatte in seiner Nachbarschaft die beiden anderen bleibenden Nadelbündel, so daß die Annahme, daß seine Vergrößerung auf Kosten der Elemente der verkümmernden Bündel geschehen sei, ausgeschlossen sein dürfte. Die beiden Nadeln, die diese beiden aus der Zweiteilung hervorgegangenen Bündel erhielten, zeigten keinerlei Abweichungen von den beiden anderen und vom normalen Verhalten.

Es liegt hier der merkwürdige Fall vor, daß Nadeln nur von Halbbündeln (s. pag. 387) durchzogen sind. Aber es besteht zwischen diesen Bündeln und einem Vollbündel nicht der geringste Größenunterschied, da das Vollbündel vor seiner Teilung auf die einem Doppelbündel entsprechende Größe gebracht wurde. Die Bündel, die nun aus diesem hervorgehen, besitzen also die einem Vollbündel entsprechenden Bündelelemente, so daß die Teilbündel entwicklungsgeschichtlich wohl Halbbündel sind, aber an Größe den Vollbündeln völlig gleichen.

b) Nadelverwachsungen.

Nadelverwachsungen fand ich bei P. Cembra nur an dem schon erwähnten Exemplar des Kieler botanischen Gartens und zwar solche von zwei Nadeln in großer Zahl. Daneben kamen auch Verschmelzungen von drei und vier Nadeln vor, waren aber im Vergleich zu ersteren selten. An einem und demselben Kurztrieb war gewöhnlich nur eine Verwachsung zu finden, vereinzelt aber auch deren zwei.

An der Bildung verwachsener Nadeln sind, abgesehen von einem speziellen Falle, der pag. 404 besprochen ist, nie Bündel des Außenkreises beteiligt, obwohl dieser nach meinen Beobachtungen immer vorhanden war, sondern stets nur Bündel des Innenkreises. Die Bündel, die die miteinander verschmelzenden Nadeln durchsetzen, sind im Kurztrieb stets benachbart und meist deutlich voneinander getrennt.

Vereinzelt kommt es jedoch auch vor, daß sie nur eine unvollkommene Trennung erfahren und auch in diesem Zustand in die Nadeln eintreten.

Die bei den Kurztrieben mit einfachen Nadeln vertretene Regelmäßigkeit in der Bildung fünfgliederiger Bündelkreise ist hier auch vorhanden, aber Abweichungen verschiedenster Art kommen dabei doch vor. Die Kurztriebe mit Nadelverwachsungen ließen sich alle vom zehnnadeligen Subtyp ableiten. Eine Vermehrung der Nadelbündel im Stammkreis ist jedoch auf verschiedene Weise möglich und ist auch häufiger anzutreffen.

Der einfachste Fall ist durch die Kurztriebe repräsentiert, die in zwei Kreisen je fünf Nadelbündel besitzen. Im Innenkreis sind bei diesen merkwürdigerweise Verkümmerungen selten, während sie im Außenkreis die Regel sind. Der Verlauf und die Verkümmerung der Bündel im Kurztrieb unterscheidet sich gegenüber denen mit einfachen Nadeln in den meisten Fällen nicht. Nur eine Ausnahme in der Art der Verkümmerung von Innenkreisbündeln habe ich an zwei Kurztrieben beobachtet. Sie erfolgte nämlich in der für P. monophylla typischen Weise (s. pag. 390).

Eine Nadelvermehrung im Stammkreis ist bei Kurztrieben mit Nadelverwachsungen weit häufiger, als bei solchen mit einfachen Nadeln. Sie erfolgt auf dreierlei Art, und zwei von diesen Möglichkeiten sind uns schon bei Kurztrieben mit einfachen Nadeln begegnet.

Die erste, die primäre Nadelvermehrung, ist ziemlich selten und liefert meist sechs- bis siebengliederige Stammkreise. In einem Falle waren es sogar acht Bündel, von denen aber eins verkümmerte.

Häufiger ist die zweite Art der Vermehrung der Stammkreisbündel. Sie erfolgt durch die bereits erwähnte sekundäre Aufteilung einzelner Bündel im Kurztrieb (Taf. XV, Fig. VIII, *2* u. *3*) (s. pag. 402). Sie kommt nur bei Stammkreisbündeln vor, und die durch Aufteilung eines Leitbündels gebildeten (Halb-)Bündel durchsetzen in allen Fällen eine Nadelverwachsung (Taf. XV, Fig. VIII, *3* u. *4*). Im Außenkreis können Nadeln vorhanden sein, es kommt aber auch vor, daß alle Bündel verkümmern. Die Aufteilung der Leitbündel erfolgt wie bei dem beschriebenen viernadeligen Kurztrieb erst nach voraufgegangener Vergrößerung. Sie ist aber oft nicht so vollständig wie dort. Die Holzteile der Teilbündel sind zwar in der Regel voneinander getrennt (Taf. XV, Fig. VIII, *3*), aber die Siebteile bleiben oft miteinander in Verbindung. Sie treten dann so in die Nadelverwachsung ein, wo wieder eine stärkere Vereinigung erfolgt (Taf. XV, Fig. VIII, *4*). Die Holzteile pflegen

ebenfalls wieder zu verschmelzen und die beiden Bündel erhalten eine Endodermisscheide. In der Nähe der Nadelspitze erfolgt aber wieder eine Trennung, die immer vollständig ist. Jedes Leitbündel erhält seine eigene Endodermis und diese Spaltung zeigt sich auch äußerlich in der Ausbildung zweier getrennter Nadelspitzen an. Die Aufteilung des Leitbündels kann in vereinzelten Fällen beim Eintritt in die Nadelverwachsung nocht nicht erkennbar sein. Sie tritt aber auch dann stets an der Spitze in der geschilderten Weise auf, so daß die Zahl der ausgebildeten Nadelspitzen bei diesen Verwachsungen das sicherste Merkmal für die Bestimmung ihrer Wertigkeit ist.

Gleich häufig wie die eben beschriebene Art der Bündelvermehrung ist eine andere. Sie liefert im Stammkreis stets sechs Leitbündel, und diese Vermehrung geschieht auf Kosten der Bündel des Außenkreises. Es treten hier nicht fünf Bündel wie bei dem normalen zehnnadeligen Subtyp in Winkelabständen von $360:5 = 72^0$, sondern nur vier in genau den gleichen Abständen in den Außenkreis. Es müssen also in diesem Bündelring zwei Bündel um einen Winkel von etwa $2 \times 72 = 144^0$ zueinander liegen, und das ist an der Stelle, an der theoretisch das fünfte Bündel zu ergänzen ist. Das für den Innenkreis nach Austritt der Außenkreisbündel übrig bleibende Bruchstück an dieser Stelle ist in typischen Fällen etwa dreimal so groß als jedes der drei übrigen und zeigt dadurch, daß seine Elemente drei Vollbündeln entsprechen. In Übereinstimmung damit kann man stets feststellen, daß sich nach der Wiedervereinigung aller Bruchstücke zu einem neuen Bündelzylinder aus diesem nicht fünf, sondern sechs Bündel differenzieren. Eines dieser sechs Bündel ist seiner Stellung nach als fünftes Bündel des Außenkreises aufzufassen, und damit erklärt sich auch sofort das Fehlen der sonst bei P. Cembra ausnahmslos auftretenden Bündelverkümmerung bei der Verringerung der Zahl der Bündel in einem der beiden Kreise, wie sie ja hier im Außenkreis vorliegt. Dieses Bündel ist nach meinen Beobachtungen immer an der Bildung von Nadelverwachsungen beteiligt, und jedenfalls ist gerade das der Grund der Erscheinung, daß es so eng an den Innenkreis gebunden ist. Der in Taf. XV, Fig. VII, *1—3*, abgebildete Kurztrieb zeigt die erwähnten Tatsachen in sehr anschaulicher Weise. Hier liefert der Außenkreis vier einfache Nadeln (Taf. XV, Fig. VII, *1*) und der innere drei einfache und eine dreiwertige. Diese schiebt sich gerade an der Stelle, an der man das fünfte Bündel des Außenkreises ergänzen muß, nach außen zwischen die Nadeln des Außenkreises (Taf. XV, Fig. VII, *2* u. *3*). Das in dem Innenkreis gerückte Bündel ist das

mittlere der drei Nadelbündel dieser Verwachsung. In anderen Fällen, die durch das Hinzukommen von Bündelverkümmerungen im Außenkreis kompliziert werden, ist es oft nicht leicht, mit Sicherheit das in den Stammkreis gerückte Außenkreisbündel als solches zu identifizieren und festzustellen, daß es die Nadelverwachsung mit versieht. Aber beides war sehr oft doch möglich. In dem auf diese Weise sechsgliederig gewordenen Innenkreise wurden Verkümmerungen nicht beobachtet.

Auf eine andere Erscheinung muß in diesem Zusammenhang noch hingewiesen werden. Ein einziges Mal habe ich nämlich auch das Auftreten eines dritten Bündelkreises beobachtet. In ihm verkümmerten allerdings alle Bündel, so daß es praktisch dabei zu keiner Nadelvermehrung kam. Dieser Kurztrieb trug acht Nadeln, darunter zwei Doppelnadeln, so daß die Gesamtwertigkeit zehn betrug. Der Außenkreis bildete sich in der üblichen Weise, war fünfgliederig und lieferte auch fünf einfache Nadeln. Der nach dem Austritt dieses Kreises aus den übriggebliebenen Bündelelementen entstehende geschlossene Ring zeigte nun in der Bildung der beiden anderen Kreise eine sehr bemerkenswerte Abweichung. Die fünf Bündel des mittleren Kreises verkümmerten nämlich sozusagen in statu nascendi. Sie hatten nicht die übliche Größe und traten gleich schräg nach oben und außen. Mit diesen zugleich begann auch die Verkümmerung von zwei Bündeln des Innenkreises. Es war also vor der Bildung desselben nicht erst wieder zu einer Ringbildung gekommen, sondern das Austreten der verkümmernden Bündel des mittleren Kreises bedingte direkt die Bildung der Bündel des Innenkreises. Durch diese Vorgänge werden im Außenkreis fünf und im Innenkreis drei definitive Nadelbündel geliefert. Die Summe der Nadelwertigkeiten betrug aber zehn. Die fehlenden zwei Valenzen wurden nun durch die sekundäre Aufteilung zweier Leitbündel im Innenkreis ersetzt. Dadurch war die Zahl der Bündel im Stammkreis wieder auf fünf zurückgebracht, und je zwei aus einem Bündel hervorgegangenen Teilbündel versahen die beiden Nadelverwachsungen (Taf. XV, Fig. VIII, *1—3*).

Die verwachsenen Nadeln zeigen in der Regel einige Besonderheiten. So kommt allen die Eigentümlichkeit zu, daß stets so viele freie Spitzen ausgebildet werden, als Nadeln an der Verwachsung beteiligt sind, und zwar sind diese Spitzen der Länge nach bei allen im großen und ganzen wenig oder gar nicht voneinander verschieden. Die Verschmelzung erfolgt längs eines größeren oder geringeren Teiles der planen Prismenflächen und darin zeigt sich auch im allgemeinen der Grad der Verwachsung an. Der geringste Grad

läßt z. B. äußerlich noch deutlich die Grenzen der einzelnen Nadeln mit bloßem Auge erkennen. Bei inniger Verschmelzung sind diese dagegen überhaupt nicht mehr oder nur noch mikroskopisch festzustellen.

Dieser Unterschied im Grade der Verwachsung zeigt sich fast in allen Fällen auch an den Leitbündeln. Im ersten Falle sind diese scharf voneinander getrennt. Jedes hat seine eigene Endodermis und ist auf seiner ganzen Länge von dem benachbarten durch Parenchym isoliert (Taf. XV, Fig. IX), während bei inniger Verwachsung auch die Leitbündel gewöhnlich miteinander verschmolzen und von gemeinsamer Endodermis umgeben sind (Taf. XV, Fig. VIII, *4*). In der Nähe des oberen Endes tritt aber auch hier, bedingt durch das Vorhandensein freier Nadelspitzen, eine vollständige Aufspaltung in Einzelbündel auf (Taf. XV, Fig. VIII, *5*).

Auch Kombinationen zwischen den beiden eben beschriebenen Möglichkeiten des Bündelverlaufes kommen vor, wenn mehr als zwei (drei oder vier) Nadeln an der Verwachsung beteiligt sind (Taf. XV, Fig. X).

Im allgemeinen kommt es bei allen Verwachsungen von Nadeln zu einer Reduktion der Zahl der Spaltöffnungsreihen. Diese Tatsache ist auch leicht verständlich; denn die Nadeln verschmelzen stets mit zwei benachbarten Prismenflächen, die ja bei den Arten des fünfnadeligen Typs allein die Spaltöffnungen tragen. Durch die Verringerung der Größe der Oberfläche dieser Flächen ist ohne Zweifel die Abnahme der Spaltöffnungen bedingt, denn eine Reduktion der Spaltöffnungsreihen ist nur an diesen zu konstatieren. Einige zahlenmäßige Beispiele seien in folgender Tabelle gegeben:

Verwachsung von	Es sollten vorhanden sein [1])	Es sind vorhanden
2 Nadeln (lose)	$2 \cdot 8 = 16$	10
2 „ (stark)	$2 \cdot 8 = 16$	9
3 „ (lose)	$3 \cdot 8 = 24$	12
3 „ (stark)	$3 \cdot 8 = 24$	9
4 „ (lose)	$4 \cdot 8 = 32$	16

Ähnlich steht es mit den Harzkanälen. Ihre Zahl ist stets kleiner als die Summe der wesentlichen Harzkanäle[2]) der Nadeln, die an der

1) Jede der beiden Prismenflächen der normalen Nadeln besitzt im Durchschnitt vier Spaltöffnungsreihen.

2) Wesentliche Harzgänge sind diejenigen, die am frühesten in der Nadel beginnen und am spätesten unter der Nadelspitze endigen. Es sind für alle Arten

Verwachsung beteiligt sind. Die Abnahme kommt in der Regel nicht durch Verschmelzen mehrerer Harzgänge zustande, sondern dadurch, daß nicht alle als wesentlich bezeichneten in dem Nadelgebilde auftreten. Nur vereinzelt scheint eine Verschmelzung vorzuliegen, und dann erfolgt gewöhnlich auch nach der Nadelspitze zu eine Aufspaltung. Unabhängig von den wesentlichen Harzgängen treten häufiger als bei normalen Nadeln akzessorische Harzkanäle auf. Die Zahl aller Harzgänge in Nadelverwachsungen ist meist nur zwei, bei Verschmelzung von drei und vier Nadeln ist sie jedoch auch oft größer und beträgt vereinzelt fünf.

6. Pinus Strobus.

Häufiger als bei P. Cembra habe ich das Variieren der Nadelzahl am Kurztrieb innerhalb weiterer Grenzen bei P. Strobus beobachtet. Vier-, sechs- und siebennadelige Kurztriebe sind an sonst ganz normalen Weymouthskiefern öfters zu finden. Eine stärkere Nadelvermehrung beobachtete ich dagegen nur an ausnehmend kräftig benadelten Exemplaren in einigen jüngeren, 10 bis 20 Jahre alten Beständen. Diese zeigten aber noch eine auffallende Erscheinung. Sie besaßen durchweg eine große Neigung zur Bildung von Scheidenknospen. Das Auswachsen des Vegetationskegels des Kurztriebes zur Scheidenknospe wird außer durch günstige Bodenverhältnisse auch durch Beschädigungen der Endknospen der Langtriebe bedeutend gefördert, und gerade diesen Umstand glaube ich mit dafür verantwortlich machen zu müssen, denn ein großer Teil dieser Exemplare hatte unter Verbeißen durch Wild zu leiden. Die Exemplare von P. Cembra in einem dieser Bestände, die dort ebenfalls ausgezeichnete Vegetationsbedingungen zu haben schienen und auch teilweise verbissen waren, hatten dagegen nur ganz vereinzelt Scheidenknospen gebildet. Die Scheidenknospenbildung ist bei P. Strobus für die sekundäre Nadelvermehrung von Wichtigkeit. Bei Durchmusterung einer größeren Zahl mehrnadeliger Kurztriebe fällt sofort auf, daß zwischen den Nadeln der verschiedenen Kreise ein Unterschied im Alter besteht. Man sieht, daß die Außenkreisnadeln stets fertig entwickelt sind, während die anderen in den Fällen, wo sie ihre definitive Ausbildung noch nicht erreicht haben, zunächst einmal kleiner und dünner sind und sich dann auch noch in der Farbe von den Außenkreisnadeln unterscheiden. So fand ich sie im März frisch

---

zwei. — Als akzessorische Harzgänge werden alle übrigen bezeichnet. Sie sind in ihrem Verlaufe meist nur auf den mittleren Teil der Nadel beschränkt (vgl. Zang, l. c. pag. 30).

gelblichgrün, so daß sie also deutlich gegen das Blaugrün der älteren abstachen. Dieser Altersunterschied deutet darauf hin, daß die Innenkreisnadeln nachträglich entstanden sind. Es fragt sich nun, welcher Teil des Kurztriebes für diese Neubildung verantwortlich gemacht werden kann. In erster Linie ist da natürlich an den Vegetationskegel des Kurztriebes zu denken, denn er ist am benadelten Kurztrieb das einzige embryonale Gewebe, von dem außerdem bekannt ist, daß es unter Umständen zu einer stattlichen Weiterentwicklung befähigt ist. Und diese Vermutung bestätigt sich auch in allen Fällen. Der Vegetationspunkt hat an diesen Kurztrieben stets mit seiner Entwicklung zur Scheidenknospe begonnen, und aus den untersten der von ihm gebildeten Knospenschuppen dieser Knospen gehen die Nadeln durch Metamorphose und Bildung abgeleiteter Kreise (P. Cembra!) hervor. Die Scheidenknospe dieser Kurztriebe wächst manchmal nach Abschluß der Metamorphose der Knospenschuppen zu einem Langtrieb aus. Es ist dies aber weit seltener als bei normalen Kurztrieben, deren Vegetationspunkt zur Scheidenknospe geworden ist. Beim größten Teil der Kurztriebe mit Nadelvermehrung, die von der Metamorphose der Knospenschuppen herrührt, bleibt die Scheidenknospe sitzen, wächst also nicht zum Langtrieb aus.

Die Ansatzstellen der neuentstandenen Nadeln am Kurztrieb sind infolge ihres Ursprunges vom Vegetationspunkt des Kurztriebes weiter nach dem Zentrum desselben hin gelegen als die Stammkreisnadeln. Der Stammkreis wird damit Außenkreis und die abgeleiteten Kreise werden Innenkreise. Es ist also gerade umgekehrt wie bei P. Cembra. Die Bündel und somit auch die Nadeln verschiedener Kreise alternieren — soweit das möglich ist — stets miteinander, d. h. es kommen die Nadeln eines Kreises im allgemeinen nicht vor die des benachbarten zu stehen, sondern zwischen dieselben.

P. Strobus zeigt nun P. Cembra gegenüber eine Reihe von Verschiedenheiten. Zunächst ist bei Kurztrieben mit einer größeren Zahl von Nadeln die Bildung mehrerer abgeleiteter Kreise (eins bis drei) auffallend. Dann fehlen in allen Kreisen — auch im Stammkreis — Bündelverkümmerungen vollständig, und die Zahl der Bündel in einem Kreise schwankt zwischen eins und acht (Stammkreis drei bis acht, abgeleitete Kreise eins bis sechs). Es löst sich stets nur gerade die der vorhandenen Zahl von Nadeln entsprechende Anzahl von Leitbündeln vom Verbande der Bündelelemente los. Ein geringerer Teil der Bündelelemente ist nicht an der Bildung der Nadelbündel beteiligt,

sondern versieht die mehr oder weniger entwickelten Scheidenknospen dieser Kurztriebe.

Für den Stammkreis aller Kurztriebe von P. Strobus ist die Fünfzahl der Leitbündel charakteristisch. Daneben sind aber auch durch primäre Vermehrung sechs und sieben, ja sogar acht Nadeln nicht selten. In entsprechender Weise erfolgt die Bildung drei- und viernadeliger Kurztriebe. Es entsteht von vornherein im Kurztrieb eine geringere Anzahl von Einzelbündeln. Diese Art der Nadelverringerung wurde wegen ihrer Identität mit der primären Vermehrung primäre Verringerung genannt. An Kurztrieben, die durch sekundäre Nadelvermehrung abgeleitete Kreise gebildet hatten, besaß der Stammkreis mindestens fünf Nadeln.

Fünfgliederige Innenkreise sind auch häufig, aber es läßt sich nicht sagen, daß sie öfter vorkämen als vier- und dreinadelige Kreise. Eine und zwei Nadeln wurden ausschließlich im innersten Kreise angetroffen, was vielleicht darauf hindeutet, daß hier die Vermehrung noch nicht abgeschlossen sein mag.

Für die Bündelbildung gelten die gleichen Verhältnisse wie bei P. Cembra, nur daß die Zahl der Bündel in einem Kreise von fünf verschieden sein kann.

Am besten lassen sich die beobachteten Schwankungen der Zahl der Kreise und der Anzahl der Nadeln in denselben bei den verschiedenen Kurztrieben tabellarisch veranschaulichen.

3 nadeliger Kurztrieb	**3**			
4 „ „	**4**			
5 „ „	**5**			
6 „ „	**6**	**5** + 1		
7 „ „	**7**	**5** + 2		
8 „ „	**8**	**5** + 3	**6** + 2	**7** + 1
9 „ „		**5** + 4	**7** + 2	
10 „ „		**5** + 5		
11 „ „		**5** + 6	**7** + 4	**5** + 4 + 2
12 „ „		**5** + 5 + 2	**5** + 4 + 3	
13 „ „		**5** + 5 + 3		
14 „ „		**5** + 4 + 5		
15 „ „		**5** + 5 + 5		
16 „ „		**5** + 4 + 5 + 2		
17 „ „		**5** + 5 + 5 + 2		

Die für den Stammkreis gültigen Zahlen sind wieder durch Größe und stärkeren Druck hervorgehoben.

Nadelverwachsungen habe ich bei P. Strobus nur ganz selten gefunden. In nur vier Exemplaren lagen mir solche vor. Es waren entweder zwei oder drei Nadeln zu einer verschmolzen. Sie unterschieden sich anatomisch nicht von den bei P. Cembra vorkommenden.

Größere Unregelmäßigkeiten scheinen an solchen Kurztrieben ebenfalls vorzukommen, jedoch kann ich mir wegen der unzureichenden Zahl von Beobachtungen darüber kein bestimmtes Urteil erlauben.

7. Kurztriebe von Pinus silvestris mit mehr als zwei Nadeln.

Bei P. silvestris ist eine Vermehrung der Nadelzahl am Kurztrieb sehr häufig zu beobachten. Wie schon erwähnt sind an gut ernährten Kiefern fast immer dreinadelige Kurztriebe in größerer oder geringerer Zahl zu finden. Viernadelige Kurztriebe sind schon weit seltener. Sie treten vereinzelt zwischen zwei- und dreinadeligen auf und wurden auch stets nur an Exemplaren gefunden, die eine sehr starke Neigung zur Bildung mehrnadeliger Kurztriebe besaßen. Fünf-, sechs- und siebennadelige Kurztriebe fand ich nur an drei etwa fünfzehnjährigen Kiefern von ungefähr 2,50 m Höhe, größtenteils mit drei- und viernadeligen vergesellschaftet. Zweinadelige traten an diesen Exemplaren stark in den Hintergrund. An einzelnen Zweigen fehlten sie ganz, an anderen waren sie nur in geringerer Zahl vertreten. Fünf- und sechsnadelige Kurztriebe waren an manchen Jahrestrieben etwa ebenso häufig wie drei- und viernadelige oder auch sogar in der Überzahl; an anderen traten sie jedoch mehr zurück. Siebennadelige Kurztriebe habe ich nur zwei gefunden, die beide in anatomischer Hinsicht besondere Fälle darstellen. Bei allen mehrnadeligen Kurztrieben waren die Nadeln durchweg sehr stark entwickelt.

In der Art der Bildung mehrnadeliger Kurztriebe schließt sich P. silvestris direkt an P. Strobus an. Durch primäre Nadelvermehrung entstehen drei- oder viernadelige Stammkreise und bei sekundärer Nadelvermehrung wird der Stammkreis ebenfalls zum Außenkreis (Taf. XV, Fig. XI *s*) und der hier einzige abgeleitete Kreis zum Innenkreis (Taf. XV, Fig. XI *a*). Auffallend war an diesen Kurztrieben, daß Scheidenknospen viel seltener zur vollen Entfaltung kamen als bei P. Strobus. Aber der Kurztriebvegetationspunkt hatte sich doch immer stärker ausgebildet und mindestens eine größere Zahl von Niederblättern produziert, und aus einem Teil derselben waren die Nadeln des Innenkreises entstanden. Die Zahl der Glieder in den einzelnen Kreisen ist ähnlichen Schwankungen unterworfen wie bei P. Strobus. Die Alternanz der Nadeln in beiden Kreisen ist nicht immer durchgeführt.

Einige Abweichungen verdienen besondere Beachtung. Zunächst ergibt sich in der Bündelbildung ein kleiner Unterschied. Die Leitbündel der Nadeln beider Kreise entstehen nämlich gleichzeitig aus einem Bündelring und ordnen sich dann in zwei Kreisen an. Auch

die Spaltung der Vollbündel erfolgt öfters sofort bei der Bündelbildung, so daß sie den Anschein erweckt, als ob sich aus dem Bündelzylinder direkt 2x Bündel differenzierten, wenn x die Zahl der Nadeln am Kurztrieb ist (Taf. XV, Fig. XII).

Dann boten die beiden siebennadeligen Kurztriebe eigenartige Verhältnisse. An der Basis des einen war der Bündelring im Querschnitt nicht kreisförmig, sondern langgestreckt elliptisch. Diese Ellipse spaltete sich in zwei kreisförmige Bündelringe. Der eine von ihnen lieferte drei und der andere vier Vollbündel. Die sieben Nadeln dieses Kurztriebes waren von einer einzigen Niederblattscheide umgeben. Dieser Umstand zeigt, daß zur Zeit der Entstehung der Niederblätter nur ein Vegetationspunkt an diesem Kurztrieb vorhanden war, der alle Niederblätter seitlich um sich herum abgeschnürt hat. Es liegt also hier ein einfacher Kurztrieb vor und nicht etwa eine Verwachsung von zweien, wie man nach der Aufteilung in zwei Bündelringe annehmen könnte. Wäre dies der Fall, so müßten zwei Vegetationspunkte vorhanden sein, deren jeder eine selbständige Niederblattscheide für jeden Nadelkreis gebildet hätte. Daß aber nur ein Vegetationspunkt vorhanden ist, konnte ich an zwei viernadeligen Kurztrieben von P. Laricio, die die gleiche Spaltung des Bündelzylinders zeigten, auf Längsschnitten direkt feststellen (vgl. Taf. XV, Fig. XIII, *1* u. *2*, viernadeliger Kurztrieb von P. Laricio).

Die Nadeln dieses einfachen Kurztriebes gehören nun auch zwei Kreisen an, die sich aber hinsichtlich ihrer Entstehung nicht voneinander unterscheiden. Beide sind Stammkreise. Es liegt also hier ein merkwürdiger Fall primärer Nadelvermehrung vor, bei dem an einem Kurztrieb zwei Stammkreise auftreten. Vielleicht handelt es sich dabei um eine Fasziation.

Der andere siebennadelige Kurztrieb trug seine Nadeln in drei Kreisen. Der äußerste war durch eine einzige Nadel repräsentiert, die durch Metamorphose aus einem Niederblatt der Niederblattscheide entstanden war. Das Bündel dieser Nadel war das einzige Niederblattbündel, das eine Vergrößerung erfahren hatte. Die übrigen sind unscheinbar geblieben, so daß auch in der Bildung abgeleiteter Nadelkreise aus den Niederblätteru der Niederblattscheide des Kurztriebes Unterschiede bei den einzelnen Arten aufzutreten scheinen, wie ein Vergleich mit P. Cembra vermuten läßt. Der Stammkreis und der aus Knospenschuppen hervorgegangene Innenkreis dieses Kurztriebes wurden von je drei Nadeln gebildet.

Eine weitere bemerkenswerte Ausnahme lieferte ein dreinadeliger Kurztrieb. Sein Bündelring teilte sich nämlich in vier Leitbündel, von denen eins in statu nascendi verkümmerte. Es ist der einzige Fall, wo ich bei mehrnadeligen Kuztrieben von P. silvestris und allen anderen Arten des zweinadeligen Typs in einem Bündelkreise eine Verkümmerung beobachtet habe. Ein Nadelrudiment habe ich daran nicht gefunden.

Zum Schlusse sei noch eine Zusammenstellung über die Verteilung der Nadeln auf die einzelnen Kreise der mehrnadeligen Kurztriebe gegeben, wobei wieder die Zahlen für den Stammkreis durch Größe und Stärke des Druckes ausgezeichnet werden sollen.

3 nadeliger Kurztrieb	**3**		
4 „ „	**4**	[**2** + **2**][1]	**3** + 1
5 „ „		**3** + 2	
6 „ „		**3** + 3	**4** + 2
7 „ „		**3** + **4**[2]	1 + **3** + 3

An allen übrigen zweinadeligen Pinusarten, bei denen ich mehrnadelige Kurztriebe gefunden habe, habe ich nur primäre Vergrößerung der Nadelzahl im Stammkreis beobachtet. Die eigentümliche Spaltung in zwei Bündelzylinder bei zwei viernadeligen Kurztrieben von P. Laricio ist schon genügend berücksichtigt.

8. Pinus aristata.

Zwischen P. Cembra einerseits und P. Strobus und P. silvestris andererseits steht P. aristata. Bei ihr kommt, wie auch bei P. edulis (vgl. pag. 414), Reduktion der Nadelzahl durch Bündelverkümmerung und durch primäre Nadelverringerung vor. Vier- und dreinadelige Kurztriebe leiten sich etwa zur Hälfte von den fünfnadeligen durch Verkümmerungen ab, die nach dem für P. monophylla beschriebenen Typus erfolgen, und die andere Hälfte entsteht durch primäre Verringerung der Bündelzahl im Kurztrieb.

Die sekundäre Nadelvermehrung erfolgt nach demselben Typ wie bei P. Strobus. Ich habe aber nur einen einzigen aus Knospenschuppen der Scheidenknospe hervorgegangenen Innenkreis beobachtet, in dem eine bis vier Nadeln zur Entwicklung kamen. Fälle von primärer Nadelvermehrung habe ich nicht gefunden, jedoch dürfte reichliches Beobachtungsmaterial auch solche ergeben.

9. Normal dreinadelige Arten.

(P. Jeffreyi, P. ponderosa, P. rigida.)

Bei normal dreinadeligen Kiefernarten sind Schwankungen in der Zahl der Nadeln am Kurztrieb ebenfalls nicht selten. Zweinadelige

---

1) u. 2) Wahrscheinlich fasziierte Kurztriebe. [1) P. Laricio.]

Kurztriebe habe ich an allen mir zur Verfügung stehenden Exemplaren dreinadeliger Arten gefunden, vier- und mehrnadelige, von denen erstere in Kronfeld's [1]) Tabelle verzeichnet sind, dagegen aus Mangel an Beobachtungsmaterial nicht.

Die zweinadeligen Kurztriebe dieser Arten trugen zwei halbzylindrische Nadeln, die von der normalen nur in der Form des Querschnittes verschieden waren. Eine Bündelverkümmerung habe ich in keinem Falle beobachtet. Eine Verringerung der Nadelzahl erfolgte stets primär. Aus den Ausführungen Kronfeld's [1]) ist an dieser Stelle noch wichtig, daß die viernadeligen Kurztriebe dieser Arten primäre Vermehrung im Stammkreis zeigen.

10. Pinus Parryana, Pinus edulis und Pinus monophylla.

P. monophylla, P. edulis und P. Parryana [2]) sind drei sehr nahe verwandte Arten. Sie zeigen weitgehende Übereinstimmungen in den Einzelheiten des Baues der Geschlechtsorgane und im anatomischen Verhalten der Nadeln, wenn man von der Form des Querschnittes absieht. Deshalb sollen sie auch zusammen behandelt werden, obwohl sie verschiedenen Typen angehören und sich im Variieren nicht ganz gleichen.

P. monophylla und P. edulis weichen von den übrigen Vertretern mit drei und weniger als drei Nadeln am Kurztrieb dadurch ab, daß ihre Nadeln von einem einzigen Leitbündel, einem Vollbündel, durchzogen sind, während jene stets zwei Halbbündel in der Nadel besitzen. Auch bei P. Parryana ist nur ein einziges Bündel in der Nadel vorhanden. Das ist jedoch nicht auffallend, da das für alle fünfnadeligen Arten zutrifft, und P. Parryana ist diesem Typus anzuschließen, wie unten noch des näheren gezeigt werden wird.

Nach Beissner [3]) hat P. monophylla ein-, zwei- und dreinadelige Kurztriebe. Zweinadelige sind auch relativ häufig. An dem Exemplar im botanischen Garten zu Kiel waren etwa 2 % aller Kurztriebe zweinadelig. Dreinadelige Kurztriebe sind dagegen sehr selten. Ich habe sie an den beiden einzigen mir zur Verfügung stehenden Exemplaren nicht gefunden.

P. edulis trägt drei- und zweinadelige Kurztriebe etwa in gleicher Zahl und vereinzelt zwischen diese verteilt auch einnadelige. Diese

---

1) Kronfeld, l. c. pag. 68 u. 69.

2) Als vierte Art gehört hierher noch P. cembroides. Leider hatte ich davon kein Material, weshalb ich diese Art unberücksichtigt gelassen habe.

3) Beissner, l. c. pag. 254 u. 255.

Spezies ist dem dreinadeligen Typ zuzurechnen, da sich zwei- und einnadelige Kurztriebe vom dreinadeligen ableiten lassen.

P. Parryana hat Kurztriebe mit fünf, vier, drei und zwei Nadeln. Nach Beissner[1]) sind viernadelige Kurztriebe am häufigsten, und nach Mayr sind auch manchmal zweinadelige in der Überzahl. Sie ist dem fünfnadeligen Typ anzuschließen. Allerdings ist dies nicht auf den ersten Blick klar, da die anatomische Untersuchung wegen des vollständigen Mangels an Bündelverkümmerungen keinen Aufschluß darüber gibt, ob der fünfnadelige Kurztrieb das typische Verhalten darstellt, oder sich von einem wenigernadeligen durch primäre Nadelvermehrung ableitet. Aber für die Angliederung an den fünfnadeligen Typ sprechen die folgenden Tatsachen. Zunächst habe ich beim zwei- und dreinadeligen Typ nie beobachtet, daß fünf Nadeln in einem Kreise stehen, und dann sind die Nadeln von P. Parryana alle von einem einzigen Leitbündel durchzogen, was nur bei Arten des fünfnadeligen Typs die Regel ist. Es besteht also ein engeres Verhältnis zweifelsohne zum fünfnadeligen Typ. Sie ist in der Tabelle (pag. 436) an letzter Stelle angeführt, da sie gewissermaßen doch schon in der Benadelung zu den Typen mit weniger Nadeln überleitet. Der fünfnadelige Kurztrieb ist also der Normaltyp, aus dem die übrigen durch primäre Verringerung hervorgehen.

Auf andere Weise kommt die Reduktion der Zahl der Nadeln am Kurztrieb bei P. edulis zustande. Der dreinadelige Kurztrieb ist hier der normale, von dem sich die übrigen durch Bündelverkümmerungen ableiten. Etwa in der Mitte des Kurztriebes ist noch ein vollständig gleichmäßiger, geschlossener Bündelring vorhanden. Dieser — anfangs im Querschnitt kreisförmig — verändert seine Begrenzung in ein gleichseitiges Dreieck. Es beginnt damit auch das allmähliche Schwinden der Bündelelemente an einer oder zwei Seiten dieses Dreieckes, je nach der Zahl der verkümmernden Bündel. Beim zweinadeligen Kurztrieb würden somit die durch die Bündel der beiden Nadeln radiär hindurchgelegten Achsen einen Winkel von etwa 120° bilden müssen. Das ist aber nur der Fall, wenn das Rudiment der dritten Nadel mit den beiden ausgebildeten um den Platz in der Niederblattscheide konkurriert. Sind keine Reste verkümmerter Nadeln vorhanden, so verändern die beiden Bündel nach der Verkümmerung des dritten ihre gegenseitige Lage derart, daß die oben erwähnten Achsen in einer Geraden zusammenfallen. Solche Nadelrudimente sind bei P. edulis

1) Beissner, l. c. pag. 254 u. 255.

übrigens sehr häufig und zwar besonders an einnadeligen Kurztrieben. Die Nadeln dieser sind nach meinen Beobachtungen alle mehr oder weniger halbzylindrisch und weisen dadurch äußerlich schon auf das Vorhandensein von weiteren Raum beanspruchenden Anlagen hin (Taf. XV, Fig. XIV).

Mehrfach habe ich bei P. edulis auch primäre Verringerung der Zahl der Nadeln im Stammkreis, wie bei P. Parryana gefunden. Auf diese Art kamen nach meinen Beobachtungen aber nur zweinadelige Kurztriebe zustande; die einnadeligen leiteten sich ohne Ausnahme durch Bündelverkümmerung vom dreinadeligen ab.

Über den normalen Befund bei P. monophylla ist schon berichtet. Sie soll im folgenden nur mit in den Vergleich des Verhaltens dieser drei Arten im Variieren der Nadelzahl hineingezogen werden. Sie stimmt darin weitgehend mit P. edulis überein. Bei P. monophylla wäre allerdings dann der zweinadelige Kurztrieb als Stammform, von der sich der einnadelige ableitetet, aufzufassen. Reduktion der Blattzahl durch Verkümmerung ist hier das Charakteristikum. Anders ist das P. Parryana. Dieser Art fehlen jegliche Spuren von Bündelverkümmerungen. Primäre Verringerung der Zahl der Nadeln im Stammkreis ist hier das Typische. Damit zeigt sich aber wieder in gewisser Beziehung eine Anlehnung an P. edulis. Bei dieser Species habe ich dieselbe Verringerung an den zuletzt beschriebenen zweinadeligen Kurztrieben mehrfach konstatiert. Vermutlich besteht nun die gleiche Annäherung auch zwischen P. Parryana und P. monophylla in den dreinadeligen Kurztrieben dieser Art. Bei diesen erfolgt die Vermehrung jedenfalls primär im Stammkreis. Es ist nicht anzunehmen, daß die dritte Nadel in einem abgeleiteten Kreise steht, denn ich habe drei Nadeln in zwei Kreisen bei keiner anderen Pinusart gefunden. Außerdem treten bei zweinadeligen Kurztrieben nie Rudimente eines dritten Nadelbündels auf. Damit ist es sicher, daß der zweinadelige Kurztrieb sich nicht durch Verkümmerung eines Leitbündels von dreinadeligen ableitet. Die Vermehrung muß daher primär sein. Es sind also Übergänge in dem Verhalten bei dem Variieren der Nadelzahl am Kurztrieb zwischen den drei Arten vorhanden, wenngleich sich P. Parryana durch den gänzlichen Mangel von Bündelverkümmerungen stärker von P. edulis und P. monophylla unterscheidet.

In diesem Zusammenhang sei noch das Verhalten des Vegetationskegels des Kurztriebes erwähnt. P. Parryana zeigt darin keine Abweichung im Vergleich zu den Arten des fünf-, drei- und zweinadeligen Typs, d. h. der Vegetationspunkt des Kurztriebes ver-

bleibt am Ende der sekundären Achse zwischen den Nadeln als kleiner aber deutlich erkennbarer Höcker. Anders ist das bei P. edulis und P. monophylla. Hier ist von ihm nichts mehr zu sehen. Bei P. monophylla ist er in der Bildung der Nadel mit aufgegangen. Ob bei P. edulis die gleichen Verhältnisse vorliegen, oder ob er nur an Größe so stark abgenommen hat, daß er auf Längsschnitten nicht mehr sichtbar ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

11. Nadelrudimente.

Von Wichtigkeit ist im Hinblick auf das Vorkommen der als Bündelverkümmerung gedeuteten Erscheinung die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen dieser und der Reduktion der Nadelzahl in der Tat besteht, d. h. ob der Bündelverkümmerung wirklich die Bedeutung zukommt, daß sie das Unterbleiben der Ausbildung der diesen Bündeln entsprechenden Nadeln anzeigt, oder ob es sich nur um einen besonderen Fall von primärer Nadelverringerung handelt, bei dem der Verbleib der Elemente für einen Teil der Bündel im Kurztrieb nichts weiter zu bedeuten hat.

Mit großer Sicherheit läßt sich nun feststellen, daß das erstere zutrifft; denn in vielen Fällen findet man zu den verkümmernden Bündeln gehörige Reste von unzweifelhaft echten Nadeln, und gerade die Zugehörigkeit eines Nadelrudimentes zu einem verkümmerten Bündel ist der beste Beweis, daß die Reduktion der Nadelzahl aufs Engste mit der Verkümmerung der Leitbündel im Kurztrieb verbunden ist. Solche Rudimente habe ich in mannigfacher Ausbildung bei P. Cembra, edulis, silvestris, Pumilio und Laricio gefunden, aber nur an Kurztrieben, die deutliche Bündelverkümmerungen zeigten.

Bei den normal zweinadeligen Arten und bei P. monophylla ist nun die Bündelverkümmerung viel schwerer zu erkennen als bei P. Cembra, da die Tracheiden nicht schräg nach außen treten, also auch auf dem Querschnitt nicht längs oder halblängs getroffen werden (vgl. Taf. XV, Fig. I, *1—4* u. VIII, *1*). Gerade hier zeigt das Auftreten eines Nadelrudimentes am deutlichsten, daß das zweite Bündel auch wirklich verkümmert. Eine Folge davon muß natürlich sein, daß auch die zugehörige Nadel eine Reduktion erfährt. Diese kann dabei selbstverständlich auch ihren unteren Grenzwert, Null, erreichen, so daß dann jegliche Andeutung von dem Vorhandensein einer Nadel fehlt, und das ist der gewöhnliche Fall.

Reste verkümmerter Nadeln lagen mir von den genannten Arten in sehr mannigfacher Ausbildung vor. Sie hatten alle einen mehr oder

weniger großen Einfluß auf die Gestaltung der übrigen ausgebildeten Nadeln des Kurztriebes. In ihrer Ausgestaltung glichen diese Rudimente bald kleinen Höckern und bald verwelkten Miniaturnadeln (Taf. XV, Fig. XIV). Übergänge aller Art zwischen diesen sind ebenfalls vorhanden. Ein einziges Mal habe ich bei P. silvestris ein Rudiment gefunden, das innerhalb der Niederblattscheide dieselbe mattgelbgrüne Farbe zeigte, wie die Nadel selbst. Nur seine Spitze war verwelkt und sah über die Blattscheide hinaus. Die Bündelverkümmerung war hier im Kurztrieb nicht so weit vorgeschritten wie in den anderen Fällen. Es trat zwar auch ein einseitiges Schwächerwerden des auf dem Querschnitt anfangs gleichmäßig erscheinenden Ringes von Bündelelementen auf, aber es führte nicht bis zum vollständigen Schwund. Bei der folgenden Teilung der Bündelelemente ging die eine sozusagen halbverkümmerte Hälfte nach der einen und die andere ungeschwächte nach der anderen Seite. Diese versah die eigentliche Nadel. Erstere ließ schon auf ihrem Verlauf bis zur Nadelbasis ein weiteres Schwinden erkennen, so daß in das Rudiment nur noch winzige Leitbündel eintraten. Diese lösten sich schon in geringer Höhe über der Basis in das Transfusionsgewebe auf, und gleich darüber begann die durch das Absterben verursachte Schrumpfung der Gewebe dieses Rudimentes.

Interessant wäre noch die Frage, ob auch bei P. monophylla derartige Reste verkümmerter Nadeln vorkommen können. Am normalen Kurztrieb ist das, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, offenbar nicht der Fall. Wohl aber ist es bei in ihrer Anlage zweinadeligen Kurztrieben denkbar. Es ist wohl möglich, daß die eine der beiden Nadelanlagen in ihrer Ausbildung stark gehemmt wird und dann nach beendeter Entwicklung der anderen nicht sehr von ihrem unteren Grenzwert, Null, verschieden ist.

12. Das Niederblatt und seine Metamorphose zum Laubblatt bei Pinus.

Niederblätter treten bei der Gattung Pinus am Kurztrieb und am Langtrieb als Schutzorgane für deren Vegetationspunkte auf. Am Kurztrieb bilden sie nach Abschluß seiner Entwicklung eine Scheide um die Basis der Nadeln, die bei einer Reihe von Arten abfällt und bei anderen persistiert.

Die Niederblätter am Vegetationskegel des Langtriebes funktionieren bei der weiteren Entfaltung desselben zur Gipfelknospe als Knospenschuppen. Diese werden beim Auswachsen der Knospen zu Langtrieben zu den Tragblättern der Kurztriebe.

a) Stellung der Niederblätter.

In den Kapiteln über P. Strobus, P. Cembra u. a. wurde schon festgestellt, daß die Nadeln, die aus Niederblättern hervorgehen, ebenfalls in Kreisen angeordnet sind. Danach sollte man wohl annehmen, daß die Niederblätter am Kurztrieb und die Knospenschuppen der Scheidenknospen wirtelig angeordnet seien. Für letztere trifft das bestimmt nicht zu, wie aus der Tatsache der spiraligen Anordnung der in ihren Achseln entspringenden Kurztriebe am Langtrieb ohne weiteres erkennbar wird.

Aber auch die Niederblätter des Kurztriebes stehen nicht in Kreisen. In der Literatur ist vielfach die Behauptung zu finden, sie ständen dekussiert, und nur bei Strasburger[1]) ist erwähnt, daß neben der dekussierten Blattstellung auch $^2/_5$-Stellung der Niederblätter vorkommt. Die Auffassung, daß sie dekussiert, also in zweigliedrigen alternierenden Kreisen stehen sollen, ist aber nicht zutreffend; denn man trifft, wie die Entwicklungsgeschichte des Kurztriebes ergibt, auf medianen Längsschnitten durch den jungen Kurztrieb nie Blätter gleichen Alters, sondern das folgende Niederblatt wird stets erst angelegt, wenn das vorhergehende deutlich vorhanden oder schon ansehnlich groß geworden ist (Taf. XV, Fig. XV). Die Gleichaltrigkeit der beiden Blätter eines Kreises ist aber Bedingung der dekussierten Blattstellung.

Daß die Niederblätter überhaupt nicht in Kreisen angeordnet sind, zeigt schon die makroskopische Betrachtung an einigen hierzu besonders geeigneten Objekten, wie z. B. der jungen Kurztriebe von P. Cembra. An Kurztrieben aller Pinusarten, bei denen die Nadeln gerade die Niederblattscheide durchbrechen, sind auf Querschnitten alle Details der Blattstellung zu fixieren. Bei allen von mir untersuchten Spezies lagen die gleichen Verhältnisse vor. Auch an Kurztrieben ein und derselben Art, die in der Benadelung variierten, war die Blattstellung der Niederblätter konstant. In allen Fällen traten fünf Geradzeilen auf und nach zwei Umgängen der Spirale kam das sechste Niederblatt direkt vor das erste usw. zu stehen (Taf. XV, Fig. XVI).

Zur Bestimmung der Blattstellung sind auch Serienschnitte durch manche Kurztriebe, wie z. B. der mehradeligen von P. silvestris und P. Cembra, geeignet. Die Niederblattbündel dieser Kurztriebe sind teilweise sehr kräftig entwickelt. Die kräftigsten unter ihnen sind mit so starken Bündeln ausgerüstet, daß man deren Verlauf im Kurztrieb

---

1) Strasburger, l. c. pag. 388.

mit Leichtigkeit an Querschnitten verfolgen kann. Auf dünnen Serienschnitten zeigt sich die spiralige Anordnung stets in der Aufeinanderfolge des Austreteus der kleinen Leitbündel aus dem Bündelzylinder des Kurztriebes. Es löst sich zunächst ein Niederblattbündel los und tritt in radialer Richtung nach außen. In einem Winkel von etwa $360 \times {}^2/_5 = 144^0$ dazu folgt etwas höher das zweite und in den gleichen Abständen auch die anderen. Das dritte Bündel kommt dabei neben das erste, das vierte zwischen das erste und das zweite und das fünfte zwischen das zweite und das dritte zu stehen. Weiter läßt sich das aber meist nicht verfolgen. Zur Bestimmung der Blattstellung würde es ja auch genügen, aber die hier vorhandene Lücke, das Fehlen der weiteren Bündel, wird durch den zehnnadeligen Kurztrieb von P. Cembra sehr schön ausgefüllt (vgl. Taf. XV, Fig. XVII); denn hier repräsentieren die fünf Außenkreisnadeln die fünf letzten Niederblätter der Niederblattspirale. Die Bündel der übrigen Niederblätter, sind meist so kräftig, daß sie auf Querschnitten deutlich zu erkennen sind. Sie stehen stets vor den Bündeln der Außenkreisnadeln, so daß also das sechste Niederblattbündel wieder deutlich vor dem ersten, das siebente vor dem zweiten usw. steht. Diese Anordnung entspricht der ${}^2/_5$-Stellung der Hauptblattstellungsreihe.

Interessant ist die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen der Stellung der Niederblätter und der der Nadeln am Kurztrieb besteht. Um sich dieses Verhältnis klar zu machen, muß man vom fünfnadeligen Kurztrieb ausgehen. Hier findet man, daß die Niederblätter fast immer direkt vor den Nadeln stehen (Taf. XV, Fig. XVI). Die Nadeln setzen also die Niederblattorthostichen unmittelbar fort. Sie wiederholen in zwei sehr stark gestauchten Windungen einer Spirale, die sich von einem Kreise nicht mehr unterscheidet, die Stellung der Niederblätter. Es kommt dabei die erste Nadel vor das erste (oberste der Spirale) und sechste Niederblatt, die zweite vor das zweite und das siebente usw.

In wenigen Fällen kommen Abweichungen davon vor, und zwar stets dann, wenn Niederblätter in Nadeln übergehen (Taf. XV, Fig. XVII). Die aus Niederblättern hervorgegangenen Außenkreisnadeln setzen dann die Orthostichen der unteren Niederblätter des Kurztriebes, die an der Metamorphose der oberen (vgl. pag. 422—425) in keiner Weise beteiligt sind, also auch keine Platzänderungen erfahren haben können, direkt fort, wie sich an jungen Kurztrieben leicht feststellen läßt, und diese Orthostichen alternieren mit den Stammkreisnadeln. Es ist nun nicht anzunehmen, daß dieses Verhalten auf eine sekundäre Verschiebung

zurückzuführen ist; denn die Außenkreisnadeln sind bei ihrer Entstehung aus Niederblättern nicht aus den Niederblattgeradzeilen herausgerückt. Außerdem zeigen Kurztriebe mit sehr jugendlichen Stadien der Metamorphose zur Nadel schon diese Alternanz, und schließlich dürfte auch eine nachträgliche Verschiebung der Stammkreisnadeln ausgeschlossen sein, da die Glieder des Stammkreises schon ansehnlich entwickelt sind, wenn die Niederblätter die Umwandlung zur Nadel beginnen. Niederblattorthostichen und Nadeln wurden also jedenfalls an den Stellen angelegt, an denen sie am ausgebildeten Kurztrieb anzutreffen sind.

Es sind also bei fünfnadeligen Arten zwei Möglichkeiten der Stellung der Niederblätter im Vergleich zu den Nadeln. Einmal setzen die Nadeln die Niederblattspirale direkt fort (normales Verhalten), und das andere Mal (sekundäre Nadelvermehrung) alternieren sie mit den Niederblattgeradzeilen.

Bei allen Arten mit weniger als fünf Nadeln am Kurztrieb scheint ein Zusammenhang zwischen der Stellung der Niederblätter und der der Nadeln nicht vorhanden. Diese Tatsache wird sofort verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß, wie in dem Kapitel über die Phylogenie der Gattung Pinus noch näher auszuführen sein wird, alle weniger als fünfnadeligen Arten höchstwahrscheinlich von fünfnadeligen abzuleiten sind. Durch den Ausfall beliebiger Nadeln bei der Reduktion der Nadelzahl am fünfnadeligen Kurztrieb entstehen Verschiebungen im Nadelkreis, da die Nadeln den Raum in der Niederblattscheide gleichmäßig und vollständig auszunutzen bestrebt sind.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß die Niederblätter die um den Vegetationspunkt des Langtriebes und auch des Kurztriebes beim Auswachsen desselben zum Scheidentrieb stehen, nicht nach $^2/_5$-, sondern nach $^5/_{13}$-Stellung angeordnet sind. Sie zeigen die gleiche Anordnung wie die Kurztriebe, was sich ja in einfacher Weise daraus erklärt, daß diese Niederblätter später zu den Tragblättern der Kurztriebe werden.

b) Anatomie des Niederblattes.

In anatomischer Hinsicht zeigt das Niederblatt im Typus Annäherung an die Nadel, wenngleich es im einzelnen an erheblichen Abweichungen nicht fehlt.

Die Niederblätter haben im Querschnitt sichelförmige Gestalt, sie greifen bisweilen auf dem größten Teil ihrer Länge weit um die Basis der Nadeln herum, so daß sich manchmal ihre freien Ränder auf

kürzere Strecken sogar noch überdecken. Ihre Größe ist verschieden. Bei den Arten mit abfälliger Blattscheide sind die äußersten klein und schmal, und nur die inneren sind stärker entwickelt. Bei den Arten mit persistierender Niederblattscheide sind dagegen die Größenunterschiede mehr oder weniger verwischt.

In diesen häutigen Niederblättern sind dieselben Gewebesysteme in der gleichen gegenseitigen Lagerung wie bei der normalen Nadel vertreten, und darin zeigt sich die Annäherung an die Nadel. Die Zellen der Epidermis der nach außen gekehrten morphologischen Unterseite sind nach außen bedeutend stärker verdickt als nach innen und mit einer kräftigen Cuticula überzogen. An der Innenseite sind die Oberhautzellen viel schwächer verdickt. Spaltöffnungen habe ich trotz eifrigen Suchens nicht gefunden. Es ist daher anzunehmen, daß — sofern sie überhaupt vorkommen — sie sehr selten sind. Unter der Epidermis liegt das gewöhnlich einschichtige aus schwach verdickten Zellen bestehende Hypoderm. Daran schließen sich in der Regel zwei Harzkanäle an, die ebenfalls von sklerenchymatischen Elementen umgeben sein können. Das Parenchym besteht aus großen zylindrischen Zellen. Diese sind entweder ganz mit Plasma angefüllt und dünnwandig, oder das Plasma ist auf einen Wandbeleg reduziert, und die Zellwand ist schwach verdickt. Einige der mit reichlich Plasma versehenen Zellen besitzen Chlorophyll, wodurch der schwachgrünliche Schimmer der jungen noch lebenden Niederblätter hervorgerufen wird. Besonders auffallend sind die großen Interzellularen in diesem Gewebe. In dem Parenchym liegt das kleine Leitbündel, das aus einer geringen Zahl von Siebröhren und Schraubentracheiden besteht. Transfusionsgewebe fehlt ihm vollständig und ebenso die Endodermis. Die wesentlichsten Unterschiede im Vergleich zur Anatomie der normalen Nadel sind also der Mangel an Spaltöffnungen in der Epidermis, das Fehlen der tafelförmigen Anordnung des Assimilationsparenchyms und der Wandfalten in demselben, Fehlen der Endodermis und des Transfusionsgewebes.

Auf den bestehenden Größenunterschied unter den einzelnen Niederblättern habe ich schon hingewiesen. Er äußert sich vor allem in der Ausbildung und der Größe der Leitbündel. Bei Arten mit abfälliger Niederblattscheide sind die Leitbündel der äußeren und ältesten Niederblätter vollständig rudimentär. Sie bestehen oft nur aus etwa drei bis fünf Schraubentracheiden. Die Leitbündel der inneren Niederblätter sind dagegen ansehnlicher. Überhaupt scheinen die jüngsten und innersten Blätter der Niederblattscheide in der Größe des Leitbündels

bei allen Pinusarten bevorzugt. Auf Querschnitten durch Kurztriebe sind in der Regel nur die Bündel dieser zu sehen und auch auf Schnitten durch die Niederblätter selbst ist an noch lebendem Material der Größenunterschied unter den Leitbündeln im allgemeinen sehr deutlich zu erkennen.

c) Die Metamorphose zum Laubblatt.

Unter geeigneten Bedingungen können diese Niederblätter in Laubblätter übergehen. Hierzu sind die Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes und die Knospenschuppen der Scheidenknospen in gleicher Weise befähigt. Es führt aber bei verschiedenen Arten in der Regel nur entweder die eine oder die andere Blattgattung diese Metamorphose aus. Nur an einem einzigen Kurztrieb habe ich eine Ausnahme davon beobachtet (pag. 411).

α) Auswachsen der Niederblätter der Niederblattscheide.

Die Metamorphose der Niederblätter der Blattscheide des Kurztriebes ist bei P. Cembra die Regel. Es ist hierzu stets nur eine beschränkte Anzahl der vorhandenen Niederblätter befähigt, und zwar sind es im Maximum fünf. Es sind die fünf obersten und ihrer Entstehung nach auch die jüngsten der Niederblattscheide. Nach ihrer Umbildung stellen sie den abgeleiteten Außenkreis dar, in dem die Zahl der ausgebildeten Nadeln zwischen eins und fünf schwanken kann. Die auffälligste Erscheinung ist hierbei die Regelmäßigkeit, mit der in zwei alternierenden Bündelkreisen je fünf gleichgroße Leitbündel auftreten (vgl. Taf. XV, Fig. V, *1*). Die fünf Bündel des Außenkreises sind durch eine entsprechende Vergrößerung aus Niederblattbündeln zu Nadelbündeln geworden. Ungeachtet der Zahl der Außenkreisnadeln erfährt stets die gleiche Anzahl von ursprünglichen Niederblattbündeln diese Größenzunahme, und darin drückt sich am deutlichsten die bevorzugte Stellung in bezug auf die Fähigkeit zur Umwandlung in Nadeln, die den fünf jüngsten Niederblättern der Niederblattspirale zukommt, aus.

Die Metamorphose des Niederblattes wird durch Wachstumsvorgänge vollzogen. Bei gleichzeitigem Längenwachstum wölbt sich zunächst die innere morphologische Oberseite des Niederblattes vor (Taf. XV, Fig. XVIII, *1* u. *2*) und setzt dieses solange fort, bis die Nadel ihre definitive prismatische, von zwei planen und einer gewölbten Fläche begrenzte Gestalt besitzt (Taf. XV, Fig. XVIII, *3*). An den Seiten sind dann zunächst noch die seitlichen häutigen Teile des weit um die Nadelbasis greifenden Niederblattes vorhanden. Diese ver-

trocknen und werden bei der weiteren Ausbildung der Nadeln schließlich abgeworfen (Taf. XV, Fig. XVIII, *4*). Nur vereinzelt bleiben sie als kleine Fortsätze erhalten.

In der anatomischen Struktur werden die bei der Niederblattanatomie hervorgehobenen Unterschiede von der Nadel vollständig ausgeglichen. Die Epidermis der planen Prismenflächen bildet je vier bis fünf Reihen von Spaltöffnungen, während die der gewölbten Außenseite wie bei der Nadel spaltöffnungsfrei bleibt. Die Spaltöffnungen[1]) entstehen in derselben Weise wie bei der jungen Nadel. Es treten an Niederblättern, die in der Metamorphose nicht ganz bis zur Ausbildung der prismatischen Gestalt vorgeschritten sind, zweierlei Reihen von Epidermiszellen auf den Prismenflächen auf: Reihen mit langgestreckten und solche mit quadratischen Zellen. Diese sind durch rasch aufeinander folgende Querteilungen entstanden. Einzelne von ihnen wachsen nun wieder in die Länge, während die dazwischen liegenden kurz bleiben. Erstere sind die Schließzellenmutterzellen. Aus ihnen entstehen die Schließzellen durch eine einfache Längsteilung mit darauf folgender Aufspaltung. Durch Überwachsen benachbarter Epidermiszellen wird der Vorhof gebildet, und die Atemhöhle entsteht gewöhnlich aus einer Zelle, die U-förmige Gestalt annimmt. Das Hypoderm begleitet in einer einzigen Schicht die ganze Epidermis. Die Zellen des Assimilationsparenchyms ordnen sich gruppenweise tafelförmig an, bilden die charakteristischen Wandfalten aus und erhalten alle Chlorophyllkörner. Um das größer gewordene Leitbündel herum, das nun alle dem Pinusleitbündel eigenen Elemente besitzt, ist ein Transfusionsgewebe entstanden, in das reichlich parenchymatische Zellen eingestreut sind. Das Leitsystem hat sich außerdem von dem eigentlichen Mesophyll durch eine Endodermis abgegrenzt.

Damit stimmen Außenkreis- und Innenkreisnadeln in allen anatomischen Einzelheiten überein, und nur in seltenen Fällen entstehen kleine Abweichungen durch die Harzkanäle. Diese sind bei den Stammkreisnadeln von P. Cembra in das Parenchym eingebettet, beim Niederblatt dagegen mit dem Hypoderm in Verbindung. Es kommt nun manchmal vor, daß bei den Wachstumsvorgängen die Loslösung vom Hypoderm unterbleibt und die Harzgänge dadurch mit dem Hautgewebe verbunden sind. Dies ist die einzige Abweichung, die ich beobachtet habe. Unterschiede sind also im allgemeinen nicht vorhanden, und wo sie vorhanden sind, sind sie äußerst geringfügig.

---

1) A. Mahlert, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen usw. Botan. Zentralbl. 1885, Bd. XXIV, pag. 54.

Mit dem so beschriebenen Entwicklungsgang der Außenkreisnadeln ist also der Beweis erbracht, daß die Nadeln der mehrnadeligen Kurztriebe von P. Cembra im Außenkreis aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes entstanden sind. Der Außenkreis muß deshalb auch als abgeleiteter Kreis in Anspruch genommen werden im Gegensatz zum inneren, dem Stammkreis, der die einem normalen Kurztrieb allein zukommenden Nadeln trägt.

Die gleiche Erscheinung der Umwandlung von Niederblättern in Laubblätter kommt auch bei anderen Kiefernarten in dem sogenannten Ergrünen der Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes[1]) vor. Ich habe es aber leider nur bei P. Strobus gefunden und zwar auch nicht häufig. Aber es war doch eine Beurteilung dieser Metamorphose möglich. Sie gleicht den bei P. Cembra gefundenen Verhältnissen fast vollständig, nur daß die Entwicklung zum Laubblatt nicht so weit nach der Nadel hin vorschreitet und die ergrünten Niederblätter sozusagen fertige Gebilde darstellen, während die gleichen Entwicklungsstufen beim Auswachsen zur Nadel die eingeleitete Metamorphose noch weiter fortsetzen und zu Ende führen. Die ergrünten Niederblätter stehen nicht in Kreisen, und es erfahren nur die Niederblattbündel eine Vergrößerung, die solche ergrünten Niederblätter versehen.

Die ergrünten Niederblätter bleiben in der Regel kurz und kommen kaum über eine Länge von 3 cm hinaus. Bisweilen können sie aber auch einer bedeutenderen Streckung fähig werden. Ich habe in mehreren Fällen solche Niederblätter gefunden, die bis zu 6 cm lang waren, also schon die Größe einer kleinen Stammkreisnadel von P. Strobus erreicht hatten. In diesem Falle kann man von einer ähnlichen Vollendung der Umwandlung des Niederblattes in die Nadel sprechen, wie sie bei P. Cembra vorliegt.

In der Form des Querschnittes kommen sie den fichtennadelähnlichen Erstlingsblättern der jungen Pinuspflanze nahe (Taf. XV, Fig. XX). Sie können aber auch manchmal ausgebildeten Nadeln außerordentlich ähnlich werden (Taf. XV, Fig. XXI). Anatomisch ergeben sich den normalen Nadeln gegenüber nur sehr geringfügige meist quantitative Unterschiede. Die Metamorphose der Niederblätter ist also beim Ergrünen in bezug auf die Ausbildung der Gewebesysteme dieselbe wie beim Auswachsen zur Nadel. Es unterbleibt im allgemeinen

---

1) Vgl. Goebel, l. c. pag. 184.

dabei nur eine stärkere Streckung und die Ausbildung der definitiven Querschnittsform, so daß also eigentlich die Bildung von Nadeln, die den Stammkreisnadeln gleichen, nur ein Spezialfall des Ergrünens der Niederblätter darstellt.

Ein einziges Mal habe ich auch bei P. Strobus eine Verwachsung von Niederblättern gefunden. Es waren zwei solcher ergrünter Niederblätter mit ihren benachbarten seitlichen Kanten verschmolzen (Taf. XV, Fig. XXII). Dieses Doppelblatt besaß vier Harzkanäle und zwei Leitbündel, je eins in einer Endodermisscheide. Am oberen Ende war eine Aufspaltung in zwei Spitzen aufgetreten.

β) Auswachsen der Knospenschuppen der Scheidenknospen.

Sehr viel Ähnlichkeit mit der Metamorphose der Niederblätter der Blattscheide hat die der Knospenschuppen der Scheidenknospen, die bei P. Strobus, aristata und silvestris die sekundäre Nadelvermehrung hervorruft. In den Achseln der aus diesen hervorgegangenen Nadeln unterbleibt die sonst übliche Kurztriebbildung. Der Vegetationspunkt ist jedoch immer ein verschieden stark ausgebildeter Höcker, der in seiner Ausbildung dem Vegetationspunkt am oberen Ende des Kurztriebes der meisten Pinus-Arten nicht unähnlich ist. Die Knospenschuppen sind scheinbar stärker zur Metamorphose befähigt, wie die Niederblätter der Blattscheide. Gewöhnlich ist die Zahl der aus ihnen hervorgegangenen Nadeln zwar auch nicht größer als fünf. Zwei, drei und vier herrschen bei weitem vor. Aber es kommt bisweilen zu einer erheblichen Vergrößerung der Anzahl solcher Nadeln. Der 17nadelige Kurztrieb von P. Strobus hatte deren 12, also eine Zahl, die das doppelte der normalen Nadelzahl noch übersteigt.

Die Ausbildung der einzelnen Gewebesysteme bei der Metamorphose erfolgt in genau derselben Weise, wie bei der vorbeschriebenen Umwandlung des Niederblattes der Niederblattscheide in die Nadel. Es wäre nur noch etwas über die Form des Querschnittes und ihre Veränderung im Laufe der Umwandlung zu sagen. Es wölbt sich bei gleichzeitigem Längenwachstum die Außenseite der Knospenschuppe (Taf. XV, Fig. XIX, *1* u. *2*) und nicht die Innenseite wie bei dem Niederblatt durch Längsteilungen der Zellen stärker vor und bildet nach außen zwei plane Flächen. Die Nadel erhält also Keilform, und dadurch, daß die Keilschneide nach außen gerichtet ist, kann sie sich bequem zwischen die Nadeln des Außenkreises hineinschieben. Die dritte der Scheidenknospe zugekehrte Begrenzungsfläche dieser keilförmigen Gebilde war bis jetzt schwach gewölbt oder seltener nahezu

ganz eben, so daß die Form des Umrisses nur ganz unwesentlich von der der Nadel abweicht (Taf. XV, Fig. XIX, *2* u. *3*). Aber trotzdem liegen hier im großen und ganzen, was die Anordnung der Begrenzungsflächen in bezug auf die Lage zum Leitbündel anbelangt, gerade die umgekehrten Verhältnisse vor wie bei der normalen Nadel (vgl. Taf. XV, Fig. XIX, *5*). Hier ist dem Siebteil die gewölbte spaltöffnungslose Teilfläche des Zylindermantels zugekehrt, und die planen Prismenflächen liegen zu beiden Seiten des Holzteiles, während dort die Begrenzungsflächen in ihrer Lage zum Leitbündel sozusagen eine Drehung um 180° erfahren haben. Die prismatischen Flächen liegen zu beiden Seiten des Siebteiles und die gewölbte (manchmal auch ebene), die allein Spaltöffnungen besitzt, vor dem Holzteil. Haben diese Nadeln eine Länge von etwa 4—6 cm erreicht, so beginnt ihre Querschnittsform sich allmählich zu verändern. Die seither schwach gewölbte Fläche verstärkt ihre konvexe Krümmung bedeutend (Taf. XV, Fig. XIX, *4*). Gleichzeitig verschwindet die mehr oder weniger scharfe Schnittkante der planen Flächen, und diese gehen dadurch ebenfalls in eine konvex gekrümmte Fläche über. Bei weiterer Streckung in die Länge wird die Krümmung dieser schwächer, während die der anderen zunimmt, aber bald deutlich erkennen läßt, daß sie nur einer Bildung prismatischer Flächen vorausgegangen ist. Es ist also eine allmähliche Verschiebung des Umrisses der Innenkreisnadeln eingetreten, so daß er sich von dem der normalen Nadel nicht mehr unterscheidet (Taf. XV, Fig. XIX, *5*). Die Veränderung vollzieht sich fast auf der ganzen Länge der Nadel; nur die Basis ist in der Regel davon ausgeschlossen.

Häufig bleibt der eben beschriebene Ausgleich der anfänglichen Verschiedenheit in der Anordnung der Begrenzungsflächen auf halbem Wege stehen, oder es treten andere Formveränderungen, die durch Druckwirkungen hervorgerufen werden, auf. Auf beide Arten entstehen Nadeln mit polygonalem Querschnitt (vgl. Taf. XV, Fig. XIX, *4*). Solche Nadeln werden meistens von vier symmetrisch gelegenen ebenen oder schwach gewölbten Flächen begrenzt; aber häufig, namentlich wenn Druckwirkungen eine Rolle spielen, ist der Umriß auch ganz unregelmäßig und manchmal auch von mehr als vier Seiten gebildet.

Die Metamorphose der Knospenschuppen der Scheidenknospen ließ sich also ebenfalls ontogenetisch verfolgen. Damit ist auch bewiesen, daß die Innenkreise der Kurztriebe mit sekundärer Nadelvermehrung bei P. Strobus, aristata und silvestris abgeleitete Kreise sind und der Außenkreis der Stammkreis. Dadurch, daß die Neubildung

von Nadeln innerhalb des Stammkreises vom Vegetationspunkt des Kurztriebes ausgeht, kommen in bezug auf die gegenseitige Lage von Stammkreis und abgeleiteteten Kreisen gerade die umgekehrten Verhältnisse zustande wie bei P. Cembra, bei der ja der Außenkreis aus den Niederblättern der Niederblattscheide hervorgeht.

Auch an Langtrieben kommt bisweilen ein ähnlicher Übergang der Tragblätter der Kurztriebe in Laubblätter[1]) vor. Diese gleichen den Erstlingsblättern der Pinuskeimpflanzen. Sie sind besonders an den Langtrieben, die aus Scheidenknospen von Kurztrieben hervorgegangen sind, häufiger anzutreffen. Gewöhnlich treten sie nur in den unteren Partien der Jahrestriebe auf und in ihren Achseln kommen Kurztriebe nur selten zur Entwicklung. Nach oben machen sie häutigen Gebilden, die benadelte Kurztriebe stützen, Platz. Dieses Verhalten erinnert lebhaft an die Erstlingsblätter der jungen Kiefern und es liegt die Annahme nahe, daß letztere eigentlich auch nichts anderes sind als derartige stark entwickelte und assimilatorisch tätige Tragblätter von Kurztrieben, denn in ihren Achseln entspringen die ersten benadelten Kurztriebe, die in der ontogenetischen Entwicklung der Pinuspflanzen auftreten. Sie sind also morphologisch mit den an Langtrieben älterer Pflanzen gelegentlich auftretenden metamorphosierten Deckblättern vollständig identisch.

13. Eichler's Regel bei abweichend benadelten Kurztrieben.

Die von Eichler aufgefundene Beziehung zwischen der Querschnittsform und der Blattzahl an normalen Kurztrieben der Gattung Pinus erfährt nun bei der größten Mehrzahl der Kurztriebe, die in der Benadelung variieren, eine oft nicht unerhebliche Einschränkung. Im allgemeinen hat sie für den Stammkreis aller Arten, wenigstens in gewissen Entwicklungsphasen, Geltung, und am deutlichsten ist sie bei den Arten durchgeführt, bei denen die Zahl der Nadeln in diesem Kreise einfachen Schwankungen unterliegt. Die vorhandenen Nadeln nutzen den verfügbaren Raum bei gleichmäßiger Verteilung ganz aus, und dadurch erhält jede die Form eines Teilzylinders, dessen Winkel der planen Flächen sich auf die bekannte Weise (s. pag 387) ermitteln läßt.

Nicht immer ist das bei den Arten möglich, bei denen sich die verringerte Zahl der Nadeln durch Bündelverkümmerungen von der

1) Goebel, l. c. pag. 184.

normalen ableiten läßt. Es trifft dann in der Regel nur zu, wenn keine Nadelrudimente als Platzkonkurrenten in der Niederblattscheide auftreten. Ist das der Fall (Taf. XV, Fig. XIV), so erhält das Rudiment ebenfalls Anteil am Zylindervolumen und die Nadeln teilen sich nur in den übrig bleibenden Raum.

Aber ähnliche Abweichungen kommen auch vor, wenn Nadelrudimente nicht vorhanden sind, so vor allem bei P. Cembra. Die Nadeln der einnadeligen Kurztriebe dieser Art liefern z. B. ein ähnliches Querschnittsbild wie die normalen Nadeln, ohne daß Nadelrudimente an diesen Kurztrieben beeinflussend auf die Gestaltung eingewirkt hätten. An der Ansatzstelle am Kurztrieb ist der Querschnitt auch nahezu kreisförmig. Er verschiebt sich aber sofort in die prismatische Gestalt mit einem Prismenwinkel von ungefähr 70°. Dasselbe gilt auch für die Nadeln zweinadeliger Kurztriebe, und an Kurztrieben mit mehr als fünf Nadeln ist diese Querschnittsform ebenfalls häufig. Vor allem zeigen sie alle Nadeln, die aus Niederblättern hervorgegangen sind, einerlei wie groß ihre Zahl im Außenkreis ist, und häufig haben auch die Stammkreisnadeln ungeachtet ihrer Zahl im Kreis diesen Querschnitt. Die Innenkreisnadeln sind nun, wenn Nadelrudimente fehlen, nicht im geringsten durch die Außenkreisnadeln in der vollständigen Ausnutzung des Raumes in der Niederblattscheide gehemmt, denn die Metamorphose der Niederblätter beginnt nach meinen Beobachtungen erst, wenn die Stammkreisnadeln etwa die Niederblattscheide durchbrechen. Beim ein- und zweinadeligen Kurztrieb sind ja auch gar keine Außenkreisnadeln zur Entwicklung gelangt und trotzdem haben die Nadeln die gleiche Gestalt erhalten wie die normale. Diese auffallende Erscheinung ist nur verständlich, wenn man den Nadeln von P. Cembra die Neigung zur Bildung dieser für die Nadeln des normalen Kurztriebes typischen Querschnittsform zuschreibt.

Diese Neigung zur Annahme einer bestimmten Querschnittsform kommt übrigens allen sekundär entstandenen Nadeln zu. Auch die aus Knospenschuppen entstandenen Innenkreisnadeln von P. Strobus, aristata und silvestris nehmen durchweg bei unbeeinflußter, vollständiger Metamorphose prismatische Gestalt mit nahezu konstantem Prismenwinkel an. Dieser Winkel beträgt für die beiden ersten Arten 70—80° (Taf. XV, Fig. XVIII, *4* u. XIX, *5*) und für die letztgenannte wenig über 90°. An älteren mehrnadeligen Kurztrieben von P. Strobus und P. silvestris habe ich jedoch eine merkwürdige Abweichung hiervon konstatieren können. Ihre Nadeln zeigten nämlich fast alle das Be-

streben zum Übergang in eine etwas flachgedrückte halbzylindrische Gestalt. Die Kante der beiden Prismenflächen wurde dabei undeutlicher und verschwand schließlich ganz. Hierher gehören auch die Fälle, in denen die Nadeln polygonalen Querschnitt annehmen. Dieses ist bei abgeleiteten Innenkreisnadeln nicht selten (vgl. pag. 426). Es kommt aber auch hie und da bei Stammkreisnadeln vor, wofür natürlich nur Druckwirkungen verantwortlich gemacht werden können.

An der Basis der Innenkreisnadeln von Kurztrieben mit mehreren Nadelkreisen kommt es in der Regel zu einer weiteren Gestaltsänderung. Die Nadeln der Innenkreise keilen sich nämlich zwischen die Nadeln des Außenkreises ein und nehmen deshalb an der Basis gewöhnlich Keilform an (Taf. XV, Fig. V, *2*), wobei die Keilschneide nach außen gerichtet ist. Bei P. Cembra erfahren die Stammkreisnadeln, die ja zur Zeit des Beginnes der Niederblattmetamorphose schon recht ansehnlich sind, die gleiche Gestaltsveränderung durch die Druckwirkungen, die die Niederblätter bei ihrer Umwandlung auf diese ausüben.

14. Was bestimmt die Schwankungen in der Benadelung?

Die bisher gemachten Ausführungen beschränken sich auf die morphologischen und anatomischen Verhältnisse der anormal benadelten Kurztriebe. Eine kausale Erklärung des Zustandekommens der Abweichungen ist damit natürlich nicht gegeben. Es wäre noch die Frage zu diskutieren, ob nicht einige der Befunde geeignet sind, eine Vermutung über die Ursache des Variierens der benadelten Kurztriebe zuzulassen und zu begründen.

Bei Tubeuf[1]) finde ich, daß Nadelvermehrung ein Zeichen besonderer Üppigkeit sei. In der Tat waren in verschiedenen Beständen an Exemplaren mit überaus kräftig entwickelten Nadeln mehrnadelige Kurztriebe reichlich vertreten. Die Unterschiede gegen die normalen Nadeln sind bisweilen außerordentlich groß, wie der in folgender Tabelle enthaltene zahlenmäßige Vergleich zeigt. Unter I. sind darin die Abmessungen der Nadeln von Exemplaren eingetragen, deren Benadelung keine Abweichungen zeigte, und unter II. die der eben erwähnten Exemplare mit kräftig entwickelten Nadeln, von denen eine große Zahl ohne Auswahl gemessen wurde.

---

1) v. Tubeuf, Teratologische Bilder; I. Zapfen- und Verbänderungssucht bei der Kiefer, P. silvestris. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1910, Bd. VIII, pag. 271.

Art	Länge in Zentimetern	Breite in Millimetern	Mittel der Breite
I. P. Strobus . .	6—10	0,6—0,8	0,68
II. [1])	6—14	0,7—1,5	1,3
I. P. silvestris . .	3—4,5	1,0—1,5	1,2
II. [1])	5—10	1,2—3,5	2,3

Diese kräftige Ausbildung der Nadeln der meisten mehrnadeligen Kurztriebe spricht zwar sehr für günstige Ernährungsbedingungen. Beachtet man weiter die Tatsache, daß bei P. silvestris drei- und mehrnadelige Kurztriebe in größerer Zahl nur an Exemplaren mit kräftig entwickelten Nadeln, dagegen einnadelige Kurztriebe an solchen mit schwach und mittelmäßig entwickelten häufig waren, mehrnadelige dagegen dort kaum vorkamen, so gewinnt die Ansicht, daß Mehrnadeligkeit auf üppige Ernährung zurückzuführen ist, sehr an Wahrscheinlichkeit.

Aber ich halte es für zweifelhaft, ob das in allen Fällen zutrifft; denn an einem Exemplar von P. Cembra im Kieler Botanischen Garten kamen mehrnadelige Kurztriebe in großer Zahl vor, und daneben waren auch wenigernadelige und solche mit Nadelverwachsungen nicht selten. Die Nadeln dieses Baumes — (der 4 m hoch, etwa 50 Jahre alt ist, aber noch keine Geschlechtsorgane produziert) — waren aber ganz normal in bezug auf Länge und Breite. Genau das Gleiche gilt auch für Nadeln der Kurztriebe mit erhöhter Nadelzahl bei P. aristata. Es erscheint mir nun fraglich, ob diesen Exemplaren an ihren Standorten besonders günstige Bodenverhältnisse geboten waren, die man für die Nadelvermehrung verantwortlich machen könnte. Es wäre dann schwer einzusehen, warum die Exemplare in nächster Nähe derselben (Abstand 10 bis 15 m), die doch die gleichen Lebensbedingungen haben, ganz normal sind.

Ähnliche Beobachtungen habe ich auch an einigen Exemplaren der gemeinen Föhre in einem größeren jungen Bestande gemacht. Die Benadelung der Bäumchen war ganz normal und nur vereinzelte zeigten eine größere Neigung zur Bildung mehrnadeliger Kurztriebe.

Anfänglich war ich geneigt in den zuletzt beschriebenen Fällen das abweichende Verhalten v e r e i n z e l t e r Exemplare für eine Krank-

---

1) Messungen wurden an Nadeln von Kurztrieben mit normaler und erhöhter Nadelzahl vorgenommen, bei letzteren sowohl an Stammkreisnadeln — auch an Nadeln mehrnadeliger Kreise — wie an sekundär entstandenen Innenkreisnadeln.

heitserscheinung zu halten. Aber da sich sonst keinerlei Symptome vorfanden und ein Krankheitserreger nicht festgestellt werden konnte, müssen wahrscheinlich innnere Ursachen für die Neigung zur Bildung abweichend benadelter Kurztriebe bei diesen Kiefern angenommen werden. Das Gleiche gilt meiner Ansicht nach auch für das Variieren der Nadelzahl überhaupt, wenngleich im allgemeinen den Bodenverhältnissen eine Rolle dabei zuzufallen scheint.

15. Zusammenfassung.

In der folgenden Zusammenfassung habe ich versucht die allgemeineren Ergebnisse der vorliegenden Arbeit herauszuheben.

Im normalen Kurztrieb aller Pinusarten erfolgt eine Aufteilung des Leitbündelzylinders in ebensoviele Bündel als Nadeln vorhanden sind. Die Gesamtheit der Bündelelemente einer Nadel entspricht einem Vollbündel, das noch im Kurztrieb eine sekundäre Aufspaltung in zwei Halbbündel erfahren kann.

Die Nadeln eines Kurztriebes sind normalerweise unter sich gleiche Teilzylinder, die zusammen das Volumen eines Vollzylinders ausmachen, da sie bei ihrem Längenwachstum die zylindrische Niederblattscheide des Kurztriebes passieren müssen. Abweichungen irgendwelcher Art von dieser Gestalt kommen bei normalen Kurztrieben kaum vor, bei variierenden sind sie dagegen relativ häufig und werden im allgemeinen durch Druckwirkungen, die von weiteren Raum beanspruchenden Anlagen in der Niederblattscheide herrühren, hervorgerufen. In anderen Fällen besitzen die Nadeln gewisser Kurztriebe die eigentümliche Neigung zur Ausbildung einer gewissen Querschnittsform, deren Zentriwinkel bei den einzelnen Arten nahezu konstant ist, ohne daß Druckwirkungen dafür verantwortlich gemacht werden können. Insbesondere gilt das für alle durch sekundäre Nadelvermehrung entstandenen Nadeln.

Der einnadelige Kurztrieb von P. monophylla trägt eine einwertige Nadel, wie sich aus dem Verhalten des Bündelzylinders im Kurztrieb ergibt. In der Bildung derselben geht alles embryonale Gewebe des Kurztriebes auf. Sie setzt die sekundäre Achse, ohne eine Anlage irgendwelcher Art an ihrer Basis zurückzulassen, direkt fort. Die Dorsiventralität ihres einfachen Leitbündels ist das Ergebnis eines Schwundes der einen Hälfte des Bündelzylinders im Kurztrieb. Letzterer entspricht zwei Vollbündeln, die in den Nadeln zweinadeliger Kurztriebe auch anzutreffen sind. Eines derselben verkümmert normalerweise im Kurztrieb und daraus resultiert der einnadelige Kurztrieb.

Ergänzend zu den früheren Beobachtungen über das Variieren der Nadelzahl am Kurztrieb habe ich bei den in Deutschland als Waldbäume häufig angepflanzten Pinusarten sehr starke Abweichungen feststellen können. (Vgl. Tabelle S. 436, Spalte 8).

Die anatomische Untersuchung der variierenden Kurztriebe hat nun ergeben, daß eine Nadelvermehrung primär — d. h., daß der Bündelzylinder des Kurztriebes simultan in eine die normale überschreitende Zahl von Einzelbündeln zerfällt — oder sekundär durch eine Metamorphose von Niederblättern zustande kommen kann. Die Nadelverringerung erfolgt ebenfalls auf zwei Arten. Die eine ist der primären Vermehrung analog. Die Aufteilung des Bündelzylinders liefert eine hinter der Normalzahl zurückbleibende Anzahl von Einzelbündeln. Im zweiten Falle erfolgt sie durch Bündelverkümmerungen im Kurztrieb.

Die primäre Nadelvermehrung ist häufiger als die sekundäre. Letztere wurde nur bei vier Arten beobachtet. Bei drei von diesen kamen beide Möglichkeiten der Vergrößerung der Nadelzahl zusammen vor. Die beiden Arten der Nadelverringerung treten meist getrennt bei verschiedenen Arten auf. Nur bei P. edulis und P. aristata kommen beide vor, aber an verschiedenen Kurztrieben.

Bei primärer Vermehrung und Verringerung der Bündelzahl — einfache Schwankungen — ist mit dem Auftreten der abnormen Nadelzahl und einigen wenigen dadurch bedingten Eigentümlichkeiten die Verschiedenheit vom normalen Befund erschöpft. Dagegen verdienen die Einzelphasen bei der Bündelverkümmerung und der sekundären Nadelvermehrung eine weitere Betrachtung.

Bündelverkümmerungen verknüpfen stets die normalen Kurztriebe mit den wenigernadeligen. Das ist z. B. bei der Bildung einnadeliger Kurztriebe der zweinadeligen Arten, bei P. monophylla, edulis, aristata und Cembra der Fall. Sie erfolgen nach zwei Typen. 1. Der Bündelzylinder an der Basis des Kurztriebes erfährt zunächst eine einseitige Schwächung, die schließlich zum vollständigen Schwund der den verkümmernden Bündeln entsprechenden Elemente führt. Die Tracheiden und Siebröhren dieser Teile gehen in Parenchym über. Dieser Typ ist bei allen genannten Arten außer P. Cembra vertreten. — 2. Der zweite wurde nur bei P. Cembra gefunden. Hier differenzieren sich aus dem Bündelzylinder an der Basis des Kurztriebes stets entweder fünf Bündel in einem Kreise oder zehn in zwei alternierenden Kreisen. Die Bündel sind vollständig getrennt und der Größe nach kaum unterschieden. Die verkümmernden unter ihnen treten schräg nach oben und außen, so daß sie auf dem Querschnitt durch den Kurz-

trieb längs oder halblängs getroffen werden, was bei P. Cembra ein typisches Zeichen für Bündelverkümmerung ist. Die Elemente dieser Bündel verbleiben im Kurztrieb.

An zwei Kurztrieben habe ich Bündelverkümmerungen in statu nascendi beobachtet, d. h. die Bündel waren kleiner und traten gleich vor der definitiven Abspaltung der übrigen nach außen und oben.

Für P. Cembra ist noch besonders hervorzuheben, daß auch in dem durch sekundäre Nadelvermehrung gebildeten zweiten Bündelkreise, der hier Außenkreis ist, Bündelverkümmerungen vorkommen, ein Fall, der nur bei dieser Art beobachtet wurde. Dadurch ergaben sich bei dieser Art zwei Typen, von denen sich alle abweichenden Kurztriebe ableiten ließen: der fünfnadelige und der zehnnadelige. Bei den Abkömmlingen des letzteren treten Bündelverkümmerungen meist in beiden Kreisen auf. Nur im Außenkreis kommt es vor, daß die Bündel sämtlich verkümmern.

Im Zusammenhang mit der Bündelverkümmerung steht das Auftreten von Nadelrudimenten (P. Cembra, edulis, silvestris, Pumilio und Laricio). Dieses Vorkommen beweißt, daß es sich bei dem Verbleib des zum Rudiment gehörigen Bündels im Kurztrieb auch tatsächlich um eine Verkümmerung handelt, und dasselbe gilt natürlich auch in den Fällen, in denen auch das Rudiment nicht mehr vorhanden ist, d. h. seinen unteren Grenzwert, Null, nicht überschritten hat.

Hinsichtlich der sekundären Nadelvermehrung ergeben sich bei den einzelnen Arten Verschiedenheiten, die ihren Grund in dem verschiedenen Ursprung der Nadeln, die die sekundäre Vermehrung hervorrufen, haben. All diese Nadeln sind aus Niederblättern hervorgegangen. Bei P. Cembra sind sie aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes entstanden. Bei P. Strobus, aristata und silvestris sind es umgewandelte Knospenschuppen der Scheidenknospen der benadelten Kurztriebe, also ebenfalls metamorphosierte Niederblätter. Ursprünglich waren diese Schutzorgane des auswachsenden Vegetationskegels des Kurztriebes, und erst bei der stärkeren Entfaltung desselben zur Scheidenknospe sind sie zu Knospenschuppen geworden. Die aus diesen hervorgehenden Nadeln bilden ebenfalls Kreise (1 bis 3), die also aus sekundär entstandenen Nadeln bestehen. Sie wurden deshalb abgeleitete Kreise und der ursprüngliche, der die eigentlichen einem normalen Kurztrieb allein zukommenden Nadeln besitzt, im Unterschiede dazu Stammkreis genannt. Die abgeleiteten Kreise, die also aus solchen Knospenschuppen hervorgehen, kommen natürlich innerhalb des schon vorhandenen Stammkreises zu stehen. Die abgeleiteten Kreise

sind also Innenkreise und der Stammkreis ist Außenkreis (P. Strobus, aristata, silvestris).

Genau umgekehrt ist das bei P. Cembra, bei der die Nadeln des hier einzig vorhandenen abgeleiteten Kreises aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes hervorgehen. Hier müssen naturgemäß die Nadeln des abgeleiteten Kreises den Außenkreis und der Stammkreis den Innenkreis vorstellen.

Wie aus dieser Darstellung schon ersichtlich ist, pflegen die beiden Möglichkeiten der sekundären Vergrößerung der Nadelzahl getrennt bei verschiedenen Arten aufzutreten. Nur ein einziges Mal habe ich beobachtet, daß an einem siebennadeligen Kurztrieb von P. silvestris an demselben Kurztrieb sekundär entstandene Nadeln vorkamen, die zum Teil aus Niederblättern der Niederblattscheide und zum Teil aus Knospenschuppen der Scheidenknospe entstanden waren.

Die Entwicklung dieser Niederblätter verläuft in beiden Fällen ungefähr gleich. Die vorher bestehenden morphologischen und anatomischen Unterschiede zwischen Niederblatt und Nadel einerseits und Knospenschuppe und Nadel andererseits — Niederblatt und Knospenschuppe sind in der anatomischen Struktur nicht verschieden — werden dabei vollständig ausgeglichen. Dieser Ausgleich besteht im wesentlichen in folgendem: Ausbildung der typischen äußeren Gestalt, Bildung von Spaltöffnungsreihen in der Epidermis, Bildung von Wandfalten im Assimilationsparenchym und etagenförmige Anordnung desselben, Vergrößerung des Leitbündels und Abgrenzung desselben nach dem Mesophyll durch eine Endodermis.

Die Entstehung von Nadeln aus den Niederblättern der Blattscheide ist nur ein Spezialfall des viel häufigeren Ergrünens der Niederblätter. Die Metamorphose ist dabei genau die gleiche, nur daß sie nicht so weit nach der Nadel vorschreitet. Diese Gebilde sind gewöhnlich klein und erreichen nur ganz vereinzelt ungefähr die Größe einer Nadel.

Größere Unregelmäßigkeiten zeigten im allgemeinen die Kurztriebe von P. Cembra, die Nadelverwachsungen trugen. An diesen wurde der abgeleitete Außenkreis stets beobachtet. Aber nur in einem Falle, der allerdings ziemlich häufig vorkam, war eines der Außenkreisbündel an der Bildung von Nadelverwachsungen beteiligt. Dieses war dann auch stets in den Innenkreis gerückt und versah mit einem oder mehreren Innenkreisbündeln die Verwachsung. Die innige Verbindung dieses Bündels mit dem Stammkreis hat ihren Grund höchstwahrscheinlich in der Tatsache, daß es das aus der Verschmelzung hervorgegangene Nadelgebilde mit versieht. — Außer dieser Art der Bündelvermehrung

im Stammkreis, die auf Kosten der Zahl der Bündel des Außenkreises erfolgt, und der primären Vergrößerung der Zahl der Nadeln im Stammkreis fand sich noch eine dritte stark abweichende häufiger vor. Sie wurde durch sekundäre Aufspaltung einzelner Stammkreisbündel bewerkstelligt. Es verkümmerten gewöhnlich ein oder mehrere Bündel des Stammkreises, und dieser Verlust wurde ganz oder teilweise auf diese Art ergänzt, so daß also hier eigentlich ein dritter (seltener) Typ der Nadelvermehrung vorliegt. Ein einziges Mal habe ich diese Erscheinung auch an einem Kurztrieb, der nur einfache Nadeln trug, beobachtet. Dieser Fall ist deshalb besonders interessant, weil hier Nadeln nur von Halbbündeln durchzogen sind, die sich aber hinsichtlich der Größe nicht von Vollbündeln unterscheiden.

Einige Besonderheiten der Nadelverwachsungen seien hier noch angeführt. Ein allen mit einer einzigen Ausnahme (s. pag. 397 u. f.) zukommendes Merkmal ist die Ausbildung so vieler freier Nadelspitzen, als Nadeln an der Verwachsung beteiligt sind. Der Grad der Verwachsung zeigt sich gewöhnlich schon äußerlich an und bedingt auch die kleinen anatomischen Abweichungen der verschiedenen Nadelverwachsungen untereinander.

Die oben erwähnte Ausnahme, die nur eine einzige Spitze ausbildet, ist eine kongenitale Verwachsung der beiden Nadeln des Kurztriebes von P. silvestris und P. Pumilio. Sie ist besonders interessant im Hinblick auf die homologe Verschmelzung der beiden Blattanlagen der sekundären Achse von Sciatopytis verticillata, die bei dieser Pinusdoppelnadel sogar noch inniger ist als bei der von Sciatopytis.

Erwähnenswert ist schließlich noch die Tatsache, daß die Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes spiralig nach $\frac{2}{5}$-Stellung, also nicht dekussiert, wie vielfach angegeben, stehen. Bei fünfnadeligen Kurztrieben wiederholen im allgemeinen die Nadeln in zwei stark gestauchten Windungen, die von einem Kreise nicht mehr zu unterscheiden sind, diese Blattstellung. An Kurztrieben mit weniger als fünf Nadeln ist das nicht mehr zu erkennen. Als Grund hierfür möchte ich annehmen, daß sich phylogenetisch wahrscheinlich alle wenigernadeligen Kurztriebe schließlich von dem fünfnadeligen ableiten. Die ursprüngliche gegenseitige Lage von Nadeln und Niederblättern wird verwischt, da die Nadeln der Kurztriebe mit weniger als fünf Blättern sich gleichmäßig in den ganzen Raum der Niederblattscheide teilen.

Zum Schlusse sei noch in einer Tabelle die Verteilung auf die verschiedenen Arten und die Ergebnisse der einzelnen Möglichkeiten des Variierens zusammengestellt.

1	2		3	4	5	6	7	8
Art und Typ	Zahl der abgeleiteten Kreise		Aus Verkümmerungen von Bündeln resultierende Nadelzahlen		Aus primärer Vermehrung und Verringerung resultierende Nadelzahlen		Nadelverwachsungen[3]	Daraus resultierende Nadelzahlen von Kurztrieben
	*[1]	○[2]	Im Stammkreis	In abgeleiteten Kreisen	Im Stammkreis	In abgeleiteten Kreisen		
P. Cembra 5	1	—	4, 3, 2, 1	4, 3, 2, 1	7, 6	—	$1^2, 1^3, 1^4$	1—11
P. Strobus 5	—	1—3	—	—	8, 7, 6, 4, 3	6, 5, 4, 3, 2, 1	$1^2, 1^3$	3—17
P. Lambertiana . . 5	—	—	—	—	6	—	—	5 u. 6
P. aristata 5	—	1	4, 3	—	4, 3	4, 3, 2, 1	—	3—9
P. Parryana 5	—	—	—	—	4, 3, 2	—	—	2—5
P. edulis 3	—	—	2, 1	—	2	—	—	1—3
P. Jeffreyi 3	—	—	—	—	4[4], 2	—	—	2—4[4]
P. ponderosa . . . 3	—	—	—	—	4[4], 2	—	—	2—4[4]
P. rigida 3	—	—	—	—	4[4], 2	—	—	2—4[4]
P. densiflora 2	—	—	—	—	3	—	—	2 u. 3
P. silvestris 2	1	1	1, [3][5]	—	4, 3	3, 2, 1	1^2	1—7
P. Pumilio 2	—	—	1	—	3	—	1^2	1—3
P. Laricio 2	—	—	1	—	4, 3	—	1^2	1—4
P. Pinaster 2	—	—	1	—	3	—	1^2	1—3
P. Murrayana . . . 2	—	—	1	—	—	—	—	1 u. 2
P. monophylla . . . 1	—	—	1	—	3[6]	—	—	1—3[6]

1) Abgeleiteter Kreis aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes.
2) Aus Knospenschuppen der Scheidenknospen hervorgegangene abgeleitete Kreise.
3) Als Symbol ist 1^x gewählt, wobei der Exponent angibt, wieviel Nadeln zu einer verschmolzen sind.
4) Kronfeld, l. c. pag. 68.
5) Vgl. pag. 412
6) Beissner, l. c. pag. 254.

Anhang.

Zur Phylogenie der Gattung Pinus.

Einleitend zu meinen eigenen Ausführungen über die Phylogenie der Gattung Pinus, die, wie gleich erwähnt werden möge, sich auf die in der Ontogenie auftretenden Abweichungen in der Benadelung bei verschiedenen Kiefernarten stützen, seien die Ergebnisse, die die paläontologische Forschung auf dem gleichen Gebiete gezeitigt hat, vorausgeschickt.

Im Vordergrunde steht hier eine Untersuchung Jeffrey's[1]). Das wichtigste aus seinen Ausführungen sei hier kurz mitgeteilt. Der Verfasser geht davon aus, daß die Struktur der Blätter der Gymnospermen von großer Wichtigkeit für die Phylogenie dieser Gruppe ist. Er stützt die Ergebnisse seiner Untersuchungen auf die eigentümlichen anatomischen Verhältnisse der fossilen Kurztriebe und Nadeln und kommt zu dem Resultat, daß die Pinusarten der Kreide, die die Vorläufer unserer rezenten Arten sind, von Prepinus statenensis abzuleiten seien. Die von ihm untersuchten Prepinuskurztriebe entstammen der mittleren Kreide von Kreischerville, Staten Island, also einer geologisch jüngeren Schicht wie die ältesten uns bekannten Kurztriebe der Gattung Pinus, die schon in der unteren Kreide gefunden worden sind. Aber es ließ sich feststellen, daß Prepinus statenensis identisch ist mit den jurassischen Arten Leptostrobus Heer und Pinitis Solmsi. Sie hatten vor den älteren Resten voraus, daß ihre Kurztriebe viel besser erhalten waren und deshalb ein genaueres Studium der morphologischen und anatomischen Verhältnisse gestatteten. Die Wurzel der ältesten Pinusarten geht also mit Prepinus bis in den Jura hinunter.

Wichtig ist an den Ausführungen Jeffrey's ferner, daß Prepinus Kurztriebe besaß, deren Nadeln in großer Zahl — etwa 25 — spiralig den Vegetationskegel des Kurztriebes umgaben. In der anatomischen Struktur weichen sie erheblich von denen der rezenten Kiefern ab, stimmen aber weitgehend mit denen der Pinusarten der Kreide überein, die sich also ebenfalls in einer Reihe von anatomischen Merkmalen von den rezenten unterscheiden. Den Kiefernarten der Kreide war aber schon eine genau fixierte Anzahl von Nadeln am Kurztrieb (5, 3 oder 2) und die wirtelige Anordnung derselben eigen.

---

1) Jeffrey, On the Structure of the Leaf of Cretaceous Pines. Annal. of Bot. 1908, Vol. XXII, pag. 207—220 (Plates XIII u. XIV).

Jeffrey war es nun nicht darum zu tun, den Anschluß der heutigen Arten an die der Kreidezeit im einzelnen zu geben, sondern er beschränkt sich darauf, die Gattung Pinus, die also in sicher bestimmbaren Resten erst aus der Kreide bekannt ist, auf geologisch ältere Vertreter aus der Klasse der Coniferen zurückzuführen. Und das dürfte ihm durch seine Untersuchungen in ausgezeichneter Weise gelungen sein. Er geht dabei auf Cordaites zurück und leitet Prepinus von Cordaites ab. Der allmähliche Ausgleich der anatomischen Unterschiede der Blätter bzw. Nadeln von Cordaites über Prepinus und die Pinusarten der Kreide bis zu den rezenten Kiefern läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß diese Reihe auch dem tatsächlichen Entwicklungsgang entspricht.

Auch an einem Versuche, einzelne rezente Vertreter von solchen älterer Formationen direkt abzuleiten, hat es nicht gefehlt. Ettingshausen[1]) hat sich bemüht, die in Österreich einheimischen Arten P. Laricio, silvestris, Pumilio und Cembra auf eine einzige tertiäre Wurzel, P. Palaeo-Strobus, zurückzuführen. Der Zusammenhang der Arten wird durch die Übergänge in Nadeln, Samen, Blütenkätzchen und Zapfen dargestellt. In den ältesten tertiären Schichten zu Häring kommt nur die Hauptstammform, P. Palaeo-Strobus, vor, die sich in den jüngeren Schichten in zwei Reihen spaltet, deren eine die Kiefern mit zwei Nadeln, die andere die mit drei bis fünf Nadeln in einer Scheide enthält. Am Anfang der ersteren steht P. Palaeo-Laricio, aus der P. Laricio, silvestris und Pumilio hervorgegangen sind, und die zweite Reihe beginnt mit P. Palaeo-Cembra, aus der P. Cembra ihren Ursprung genommen haben soll. Aber für diese letzte Reihe ist die Beweisführung nach meinem Dafürhalten nicht überzeugend, denn sie ist eigentlich nur auf Unterschiede in Länge und Breite der fossilen Nadeln gegründet. Wie stark aber gerade diese beiden Faktoren an rezenten Arten wechseln, zeigen am besten die pag. 430 gemachten Angaben über P. Strobus und P. silvestris. Interessant ist die Beobachtung, daß ein Vergleich fossiler Reste mit den analogen Teilen rezenter Arten zeigt, daß an letzteren atavistische Erscheinungen vorkommen.

Erwähnung verdienen hier noch einige Angaben Zeiller's[2]). Nach

---

1) v. Ettinghausen, Beiträge zur Erforschung der Phylogenie der Pflanzenarten. Denkschriften der Wiener Akademie, mathem.-naturwiss. Klasse, 1878, Bd. XXXVIII, pag. 65—80 (10 Tafeln).

2) Zeiller, Eléments palaeobotaniques, 1900, pag. 278 u. 279. Progr. rei bot. 2, 1908, pag. 171—226, bes. 212—214.

diesen sollen in der unteren Kreide die drei Haupttypen, also fünf-, drei- und zweinadelige Arten und außerdem auch Bindeglieder verschiedener Art, gleichzeitig aufgetreten sein. Dieses Vorkommen von Bindegliedern hat natürlich für die Phylogenie ganz besonderes Interesse. Leider hat Zeiller keine näheren Angaben darüber gemacht. Aber die Tatsache, daß die einzelnen Sektionen durch Übergänge miteinander verbunden sein sollen, läßt erkennen, daß auch die verschiedenen Typen, die man hinsichtlich der Benadelung unterscheiden kann, stammesgeschichtlich in direktem Zusammenhang stehen; denn den einzelnen Sektionen kommt im allgemeinen eine fixierte Zahl von Nadeln am Kurztrieb zu. Solche Übergänge zwischen einzelnen Typen kennt man nun tatsächlich schon unter den ältesten Pinusresten. Es gehört hierher der viernadelige Kurztrieb bei Jeffrey[1]) und die Nadel des zweinadeligen Kurztriebes, die nur ein einziges Leitbündel besitzt[1]). In dem Fehlen der bei den zwei- und dreinadeligen Arten der Kreide allgemeinen sekundären Aufspaltung des Vollbündels in zwei Halbbündel zeigt diese Nadel deutliche Beziehungen zum fünfnadeligen Typ. Ähnliche Übergänge in der Benadelung zwischen einzelnen Typen sind auch aus dem Tertiär bekannt (Ettinghausen).

Bei den rezenten Kiefern sind nun solche Übergänge bei allen Typen durchgängig vorhanden. Am besten sind sie aus einer Zusammenstellung wie der Kronfeld's[2]), dessen Zahlen teilweise noch durch die pag. 436 (Tabelle Spalte 8) mitgeteilten ergänzt werden, zu erkennen. So verrät P. monophylla ihre Beziehungen zum zweinadeligen Typ durch das relativ häufige Auftreten zweinadeliger Kurztriebe. Die zweinadeligen Arten zeigen Beziehungen nach oben und unten. Durch einnadelige Kurztriebe sind sie mit dem einnadeligen verbunden und durch die häufige Dreinadeligkeit mit dem dreinadeligen. Das gleiche gilt auch für den dreinadeligen Typ. Auch er zeigt Übergänge zum zwei- und fünfnadeligen. Bei letzterem kommt nun ebenfalls Verringerung und Vermehrung der Nadelzahl vor. Und diese Steigerung der Zahl der Nadeln über fünf, die auch bei P. silvestris konstatiert ist, würde dann allerdings, wenn für diesen Typ dasselbe gilt wie für die übrigen — und das ist wohl anzunehmen — auf eine Form hindeuten, deren Kurztriebe mehr als fünf Nadeln trugen. Über diese vergleiche unten.

Nach den Ausführungen Ettinghausen's haben nun eine Reihe zweinadeliger Arten ihren Ursprung von einer fünfnadeligen unter Re-

---

1) Jeffrey, l. c. Taf. XIV, Fig. 17 u. 19.
2) Kronfeld, l. c. pag. 68.

duktion der Nadelzahl am Kurztrieb genommen. Die gleiche Erscheinung tritt nun auch an der rezenten P. monophylla zutage. An der Basis eines jeden normalen Kurztriebes dieser Art sind die Elemente für zwei gleichwertige Vollbündel vertreten und erst aus der allmählichen Verkümmerung eines dieser beiden Vollbündel resultiert der einnadelige Kurztrieb. Es kommen bei dieser Art aber auch zweinadelige Kurztriebe vor. Bei diesen unterbleibt die Verkümmerung des zweiten Vollbündels im Kurztrieb, und dieses versieht die zweite Nadel. Diese Tatsache zeigt, daß der zweinadelige Kurztrieb der ursprünglichere ist, von dem sich der einnadelige ontogenetisch und höchstwahrscheinlich auch phylogenetisch ableitet. Bei dieser letzten Annahme, daß die einnadeligen Kurztriebe auch stammesgeschichtlich aus den zweinadeligen entstanden sind, muß man notwendig der in der Ontogenie bei dieser Art auftretenden Reduktion der Nadelzahl eine große Bedeutung für die Phylogenie zuschreiben. Die gleiche Bedeutung wird man dann aber auch den bei anderen Arten vorkommenden Reduktionen beimessen dürfen, denn diese erfolgen in genau derselben oder doch einer ganz ähnlichen Weise. Überall ist ein kontinuierlicher Übergang mehrnadeliger Kurztriebe in wenigernadelige zu finden, wobei teilweise der Zusammenhang mit dem normalen Kurztrieb noch erkenntlich ist, ja sogar durch Nadelrudimente unter Umständen dem bloßen Auge deutlich wird. Schließlich zeigen die schon erwähnten Übergänge in der Benadelung zwischen den einzelnen Typen, daß phylogenetisch ein Zusammenhang zwischen diesen besteht.

Nimmt man nun an, wie es hier geschehen soll, daß also die Nadelverringerung in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Gattung Pinus ein wichtiges Moment darstellt, so wird man nach dem Gesagten auch folgern dürfen, daß in deren Verlauf wenigernadelige Arten aus mehrnadeligen entstanden sind. Das zeigt übrigens auch direkt das Beispiel von P. monophylla.

Die Vergrößerung der Nadelzahl über fünf deutet nun — wie schon erwähnt — auf Formen hin, deren Zahl der Nadeln am Kurztrieb größer ist als die aller rezenten Vertreter der Gattung Pinus. Diese fehlen nun unserer heutigen Flora, haben aber in älteren Floren tatsächlich existiert, wie die Paläontologie gezeigt hat. In erster Linie ist hier an Prepinus zu denken. Außerdem sind Übergangsformen zwischen Pinus und Cedrus[1] (Strobo-Cedrus und Cedro-Cembra) in den Arten P. Heerii, P. depressa und P. Toilezzi Coeman bekannt. Das

1) v. Zittel, Handbuch der Paläontologie.

Auftreten dieser birgt nun eine Berechtigung zu der Annahme in sich, daß sich beide Gattungen auf den Entwicklungsstufen, in denen diese Übergänge vorkamen, ähnlicher waren als heute, sich also auch in der Benadelung näher kamen. Und diese dürfte wiederum kaum von der der rezenten Gattung Cedrus unterschieden gewesen sein, denn Cedrus ist schon lange vor Cedro-Cembra und Strobo-Cedrus in ihrem heutigen Typus bekannt. Die Nadelvermehrung in der Ontogenie würde also auf mehrnadelige Vorläufer, die in der Benadelung Cedrus ähnelten (vgl. Prepinus!), hindeuten und somit eine atavistische Erscheinung darstellen.

Die phylogenetische Entwicklung wenigernadeliger Arten aus mehrnadeligen darf also nach dem Gesagten wohl angenommen werden. Diese Entwicklungsrichtung wäre dann gleichzeitig auch die progressive. Das zeigt in deutlicher Weise einmal der normale Kurztrieb von P. monophylla und dann aber auch der dreinadelige Kurztrieb von P. silvestris, der sich vom viernadeligen durch Bündelverkümmerung ableitete (vgl. pag. 412). Er deutet nämlich darauf hin, daß wenigstens bei P. silvestris der dreinadelige Stammkreis ursprünglich aus einem höhernadeligen hervorgegangen ist und nicht durch primäre Nadelvermehrung aus dem zweinadeligen. — Die entgegengesetzte Annahme, wonach Nadelvermehrung der progressiven Entwicklung entsprechen würde, wird nun — ganz abgesehen von dagegen sprechenden anatomischen Eigentümlichkeiten — schon durch das jüngere geologische Alter des einnadeligen Typs, dessen einziger Vertreter erst aus den jüngsten Perioden der Erdgeschichte bekannt ist, unwahrscheinlich. Außerdem hätten sich dann jedenfalls auch schon aus den fünfnadeligen Arten der Kreidezeit Vertreter der Gattung Pinus entwickelt, deren typische Zahl der Nadeln am Kurztrieb größer als fünf wäre. Das Fehlen dieser Formen in unserer heutigen Flora und ihr Vorkommen in geologisch älteren Schichten, aus denen echte Pinusreste noch nicht bekannt sind oder zum ersten Male auftreten, verschafft der Annahme, daß die Nadelverringerung der progressiven Entwicklungsrichtung entspricht, einen genügenden Grad der Wahrscheinlichkeit.

Wie nun die ersten typischen Kiefern an die mehrnadeligen Vorläufer anzureihen sind, ist im einzelnen nicht einwandfrei zu bestimmen. Immerhin scheint mir eine in der Ontogenie bei allen rezenten Pinusarten auftretende Konstanz die Vermutung zu rechtfertigen, daß alle eigentlichen Kiefernarten ihren Ausgang von einer fünfnadeligen Art genommen haben, die ihrerseits dann von einem mehrnadeligen Vorläufer abzuleiten wäre. Alle Kurztriebe der rezenten Vertreter der

Gattung Pinus sind nach $^5/_{13}$-Stellung am Langtrieb angeordnet, und die Stellung der Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes ist bei allen Arten die $^2/_5$-Stellung. Diese Konstanz in der Ontogenie ist nun sicher durch die stammesgeschichtliche Entwicklung der Pinuskurztriebe bedingt. Vergegenwärtigt man sich nun weiter, daß die Nadeln der Arten des fünfnadeligen Typs die Niederblattspirale in der Regel fortzusetzen pflegen (vgl. pag. 419), so liegt die Annahme durchaus sehr nahe, daß die Entwicklung der Kiefern von einer Stammform ausgegangen ist, die diese Eigentümlichkeiten zeigte, und das ist natürlich eine fünfnadelige.

Die Veränderungen bei der Entstehung wenigernadeliger Arten aus dieser würden sich dann wie auch in der Ontogenie nur auf den Nadelkreis beschränkt haben. Sie erfolgten wahrscheinlich durch den Ausfall beliebiger Nadeln. Die gestörte gegenseitige Lage von Niederblättern und Nadeln bei Kurztrieben mit weniger als fünf Nadeln ist wenigstens dadurch in sehr einfacher Weise erklärt.

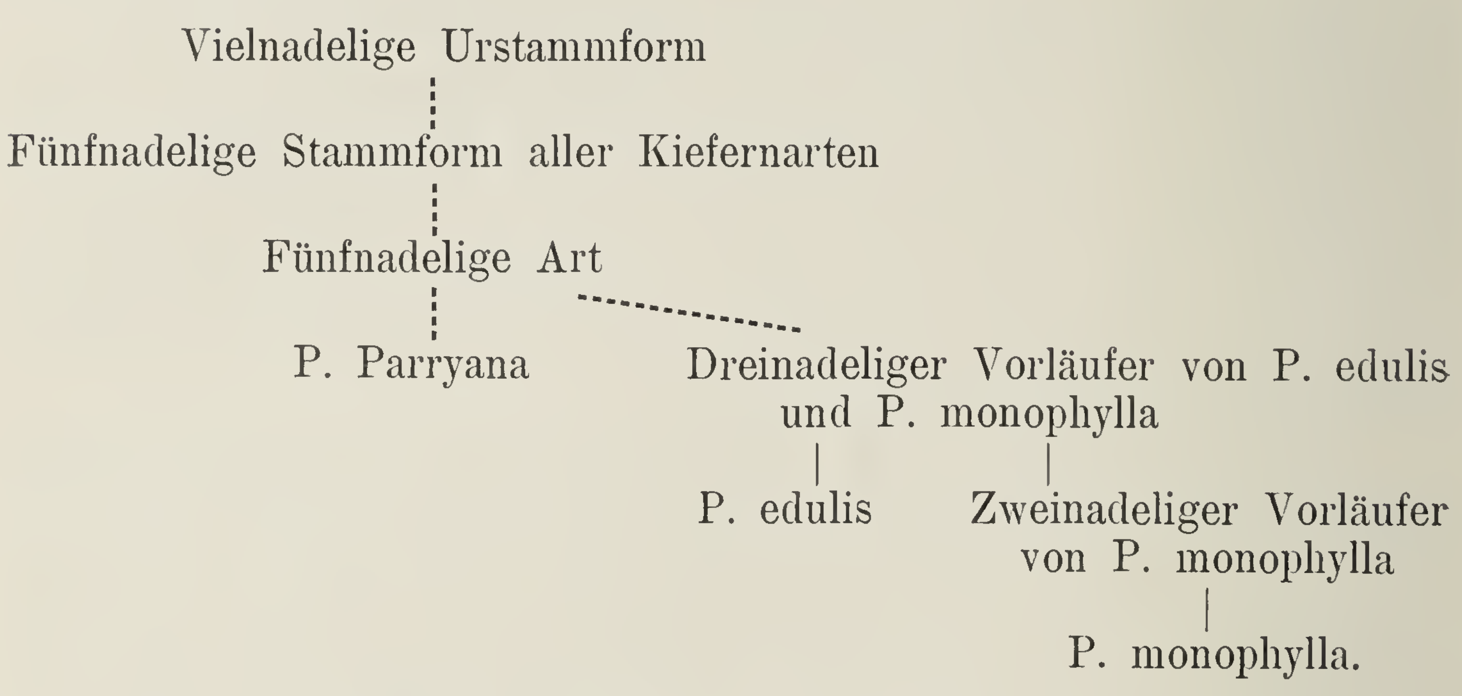
Der Stammbaum würde sich also folgendermaßen gestalten: Die Urstammform ist eine vielnadelige Art, die in der Benadelung an Cedrus erinnert. Nach Jeffrey ist es die jurassische Prepinus statenensis. Von dieser wäre die fünfnadelige Stammform aller Kiefernarten — jedenfalls unter Einschaltung von Zwischengliedern mit abnehmender Nadelzahl — abzuleiten. Daraus haben sich wohl zunächst die fünfnadeligen Sektionen Strobus, Cembra und Pseudostrobus entwickelt, und entweder aus diesen oder auch aus der Stammform direkt sind Arten mit vier- und dreinadeligen Kurztrieben hervorgegangen. Ob es in Wirklichkeit viernadelige Arten in dem Sinne, wie wir z. B. von fünfnadeligen sprechen, gegeben hat, ist zwar nicht mehr zu entscheiden. Aber es ist immerhin sehr wichtig, daß schon aus der mittleren Kreide unter den ältesten Pinusresten viernadelige Kurztriebe bekannt sind. Für die Phylogenie sind sie auf alle Fälle als Bindeglieder zwischen fünf- und dreinadeligen Kurztrieben von großem Interesse, und dabei spielt es auch keine Rolle, ob sie an fünf- bzw. dreinadeligen Arten als Abkömmlinge von deren normalen Kurztrieben oder als Repräsentanten eines neuen Typs aufgetreten sind. Die gänzliche Ausschaltung viernadeliger Kurztriebe in der stammesgeschichtlichen Entwicklung wäre unverständlich. Aus Arten mit vier- und dreinadeligen oder auch fast ausschließlich dreinadeligen Kurztrieben sind wiederum zweinadelige hervorgegangen. Diese können aber auch teilweise direkt aus fünfnadeligen Spezies entstanden sein, die in ihrer Benadelung mit P. Parryana Ähnlichkeit hatten. Es ist leicht denkbar,

daß fünf-, vier- und dreinadelige Stadien in ähnlicher Weise weniger deutlich ausgeprägt wurden und schließlich die zweinadeligen Kurztriebe vorherrschten, wie das an der rezenten P. Parryana bisweilen auch der Fall ist. Es verbleibt dann zum Schluß noch P. monophylla als einziger Vertreter des einnadeligen Typs, der seinen Ursprung aus einer zweinadeligen Art genommen hat (vgl. pag. 440). P. monophylla oder richtiger einnadelige Kiefernarten sind die Endglieder der phylogenetischen Entwicklungsreihen innerhalb der Gattung Pinus.

Wie nun im einzelnen die Arten in ihrer Entwicklung zusammengehören, kann ich nicht entscheiden, da dazu sehr eingehende Studien der anatomischen Verhältnisse der vegetativen und auch der generativen Organe, welch letztere in dieser Arbeit ganz außer acht gelassen sind, gehören. Es soll im folgenden nur eine kurze Anwendung auf die drei Arten P. Parryana, P. edulis und P. monophylla gegeben werden, da diese dazu durch ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Typen bei weitgehendster Übereinsimmung in allen anatomischen Einzelheiten besonders geeignet erscheinen.

Die Stellung dieser drei Arten im System ist ein unzweideutiges Zeichen ihrer direkten phylogenetischen Zusammengehörigkeit. Alle drei Arten sind höchstwahrscheinlich auf eine fünfnadelige Stammform zurückzuführen. Aus dieser sind zunächst wohl P. Parryana und eine dreinadelige Art, von der P. edulis und P. monophylla ihren Ausgang genommen haben, hervorgegangen. Ob beides unter Einschaltung von Zwischengliedern geschehen ist, oder ob die Entwicklung direkt gegangen, ist natürlich nicht zu entscheiden. Es sollen deshalb auch unten in dem Versuch einer schematischen Darstellung des Stammbaumes dieser drei Arten an den Stellen, an denen der direkte Zusammenhang unsicher ist, solche Zwischenglieder durch punktierte Linien angedeutet werden. Daß für P. edulis und P. monophylla eine dreinadelige Art als gemeinsamer Vorläufer anzunehmen sein wird, zeigt folgende Erwägung. Für P. edulis ist das ganz außer Frage, denn sie ist typisch dreinadelig. Anders ist das bei P. monophylla, denn sie zeigt in der Entstehung ihrer normalen Kurztriebe deutliche Beziehungen zum zweinadeligen Typ. Aber es kommen bei P. edulis auch Anklänge an diesen Typ vor, in einer wenn auch nicht großen Anzahl zweinadeliger Kurztriebe, die durch primäre Verringerung der Nadelzahl entstanden sind. Solche zweinadeligen Kurztriebe sind nun auch bei P. monophylla häufig. Sie sind sogar hier der Typus, von dem sich alle einnadeligen ableiten. Aus den dreinadeligen, die bei P. monophylla auch vorkommen, sind sie auf dieselbe Weise entstanden, wie

die eben erwähnten zweinadeligen Kurztriebe von P. edulis. P. monophylla tritt damit also auch dem dreinadeligen Typ näher. Außerdem ist bei beiden Arten die Übereinstimmung in der Reduktion der Blattzahl am Kurztrieb sehr groß, weicht dagegen von der bei P. Parryana vorkommenden etwas ab, so daß man wohl für die beiden ersteren einen gemeinsamen Vorläufer annehmen darf, und zwar einen dreinadeligen, denn durch das Vorkommen dreinadeliger Kurztriebe tritt P. monophylla auch mit dem dreinadeligen Typ in Verbindung. Das Schema des Stammbaumes dieser drei Arten würde also etwa folgendermaßen aussehen:



Über die übrigen rezenten Arten ergeben sich keine näheren Anknüpfungspunkte. Man wird aber wohl auch für alle Arten mit weniger als fünf Nadeln am Kurztrieb schließlich fünfnadelige Vorläufer annehmen dürfen.

In den Nadeln fünfnadeliger Arten ist nun stets nur ein einziges Leitbündel vertreten und bei den Arten des drei- und zweinadeligen Typs dagegen in der Regel zwei. Das war nun schon bei den ersten uns bekannten Arten dieser Typen aus der unteren Kreide der Fall. Es muß also mit der Vergrößerung des verfügbaren Raumes für die einzelnen Nadeln, der ja bei der Gattung Pinus von ausschlaggebender Bedeutung für die Verteilung der Blattelemente über den Querschnitt ist, eine Aufteilung des Nadelbündels mit folgendem Auseinanderweichen der beiden Halbbündel erfolgt sein. Daß das nun wirklich möglich ist, zeigt die mehrfach von mir beobachtete Andeutung einer Spaltung des Nadelbündels bei P. aristata und P. Parryana durch breite mehrreihige Markstrahlen längs einer größeren Strecke in der Nadel. Diese Erscheinung gewinnt vielleicht noch besonderes Interesse dadurch, daß bei diesen Arten gewöhnlich eine größere Zahl weniger-

nadeliger Kurztriebe vertreten zu sein pflegt. Beide Tatsachen weisen darauf hin, daß P. aristata und P. Parryana sich gegenwärtig in einem phylogenetischen Übergangsstadium zu befinden scheinen. Vermutlich gilt das gleiche auch für alle Kiefernarten, bei denen neben normalen Kurztrieben eine größere Anzahl solcher mit verringerter Nadelzahl vorzukommen pflegt, wie das z. B. auch bei P. edulis u. a. der Fall ist.

Die Urstammform aller Kiefernarten ist also eine vielnadelige Art, nach Jeffrey Prepinus statenensis. Aus dieser ging wohl noch unter Einschaltung von Zwischengliedern mit abnehmender Nadelzahl die fünfnadelige Stammform der eigentlichen Kiefern hervor. Daraus haben sich dann jedenfalls die fünfnadeligen Arten der Kreide entwickelt, und entweder von diesen oder auch von der ersteren direkt haben die dreinadeligen und wohl auch zweinadelige Arten ihren Ursprung genommen. Letztere sind wahrscheinlich zum Teil auch aus dreinadeligen entstanden. P. monophylla, die einzige einnadelige Art, leitet sich von einer zweinadeligen ab.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt. Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke und Herrn Prof. Dr. Schroeder fühle ich mich für die Anregungen und Ratschläge, durch die sie mich in meiner Arbeit unterstützten, zu Dank verpflichtet, desgleichen Herrn Geheimrat Prof. Dr. Schenck, Darmstadt, und Herrn Prof. Dr. Wüst, Kiel, für Material und Literatur.

Figurenerklärung zu Tafel XV.[1]

Fig. I, *1—4*. Entstehung des dorsiventralen Leitbündels bei P. monophylla. Verkümmerung der einen Hälfte des Bündelzylinders des Kurztriebes.

Fig. II. P. silvestris. Einwertige, zylindrische, gefurchte Nadel.

Fig. III. Lockere Verwachsung der beiden Nadeln eines zweinadeligen Kurztriebes (P. silvestris).

Fig. IV. Kongenitale Verwachsung der beiden Nadeln eines zweinadeligen Kurztriebes (P. silvestris).

Fig. V, *1* u. *2*. P. Cembra. Neunnadeliger Kurztrieb.

Fig. VI. P. Cembra. Außenkreis und Bündelring, der die Innenkreisbündel liefert.

---

1) Die Figuren (außer XV) sind Querschnitte. Fig. I Vergr. 45; Fig. II bis XXII Vergr. 20—25.

Fig. VII. P. Cembra. Bündelvermehrung im Innenkreis auf Kosten der Zahl der Bündel im Außenkreis bei Kurztrieben mit Nadelverwachsungen.

Fig. VIII, *1*. P. Cembra. 3 Bündelkreise; der mittlere Kreis und zwei Bündel des inneren Kreises verkümmern. — Fig. VIII, *2*. Innenkreis dieses Kurztriebes: Vergrößerung zweier Leitbündel. — Fig. VIII, *3*. Teilung (hier unvollständig) derselben. — Fig. VIII, *4*. Doppelnadel dieses Kurztriebes in der Mitte. — Fig. VIII, *5*. Doppelnadel dieses Kurztriebes an der Spitze.

Fig. IX. P. Cembra. Lockere Verwachsung dreier Nadeln eines Kurztriebes.

Fig. X. P. Cembra. Kombination zwischen lockerer und innigerer Verwachsung bei einer dreiwertigen Nadel.

Fig. XI. P. silvestris. Fünfnadeliger Kurztrieb. *s* Stammkreis; *a* abgeleiteter (Innen-) Kreis.

Fig. XII. P. silvestris. Bündelbildung bei mehrnadeligen Kurztrieben.

Fig. XIII, *1* u. *2*. P. Laricio. Viernadeliger Kurztrieb (zwei Stammkreise).

Fig. XIV. P. edulis. Einnadeliger Kurztrieb mit zwei Nadelrudimenten.

Fig. XV. Junger Pinuskurztrieb (Ls.).

Fig. XVI. P. Cembra. Fünfnadeliger Kurztrieb. Nadeln und Niederblätter in ihrer gegenseitigen Lage. Niederblätter in $^2/_5$-Stellung.

Fig. XVII. P. Cembra. Junger zehnnadeliger Kurztrieb, die Alternanz von Nadeln und Niederblattorthostichen bei sekundärer Nadelvermehrung zeigend.

Fig. XVIII, *1—4*. P. Cembra. Metamorphose des Niederblattes der Niederblattscheide des Kurztriebes zur Nadel.

Fig. XIX, *1—5*. P. Strobus. Metamorphose der Knospenschuppe der Scheidenknospe des Kurztriebes.

Fig. XX. P. Strobus. Ergrüntes Niederblatt der Niederblattscheide.

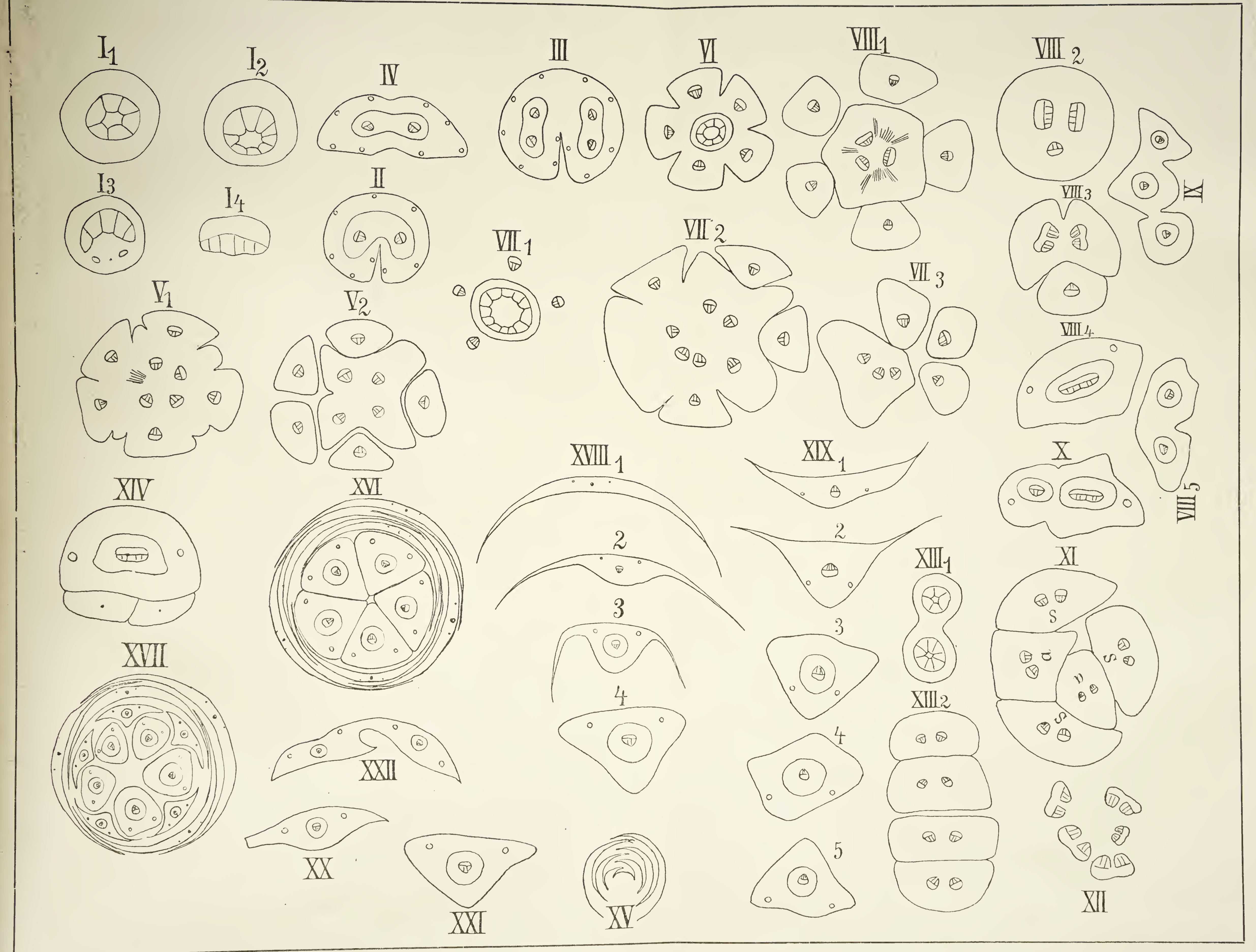
Fig. XXI. P. Strobus. Ein solches, das einer normalen Nadel sehr ähnlich geworden ist.

Fig. XXII. P. Strobus. Zwei verwachsene ergrünte Niederblätter.

Druckfehlerberichtigung.

In der Abhandlung von J. v. Wiesner muß es auf pag. 131, Zeile 21 von unten, heißen: Tropensonne, nicht Tropenzone.

Flor



W. Schneider.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Zur physiologischen Funktion des Calciums.

Von Oscar Loew.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

Schon vor 20 Jahren habe ich die Kontraktion des Zellkerns bei Einwirkung von Kaliumoxalat beschrieben und daraus die Folgerung gezogen, daß Calcium eine wichtige Rolle im Zellkern spiele[1]). Da aber diese Beobachtung in sämtlichen pflanzenphysiologischen Werken der neuesten Zeit ignoriert wurde und Manche noch jetzt nach der „unbekannten" Funktion des Calciums suchen, so sei mir gestattet, die wesentlichen Punkte, welche sich auf den Calciumgehalt des Zellkerns[2]) beziehen, nochmals in Kürze hier aufzuführen. Jene auffallende Kontraktion, welche bei Spirogyra bei Anwendung einer 2 %igen Kaliumoxalatlösung in 1—2 Minuten, bei 0,5—1 %igen Lösungen etwas langsamer eintritt, läßt in der gleichen Zeit die übrigen Teile der Zelle

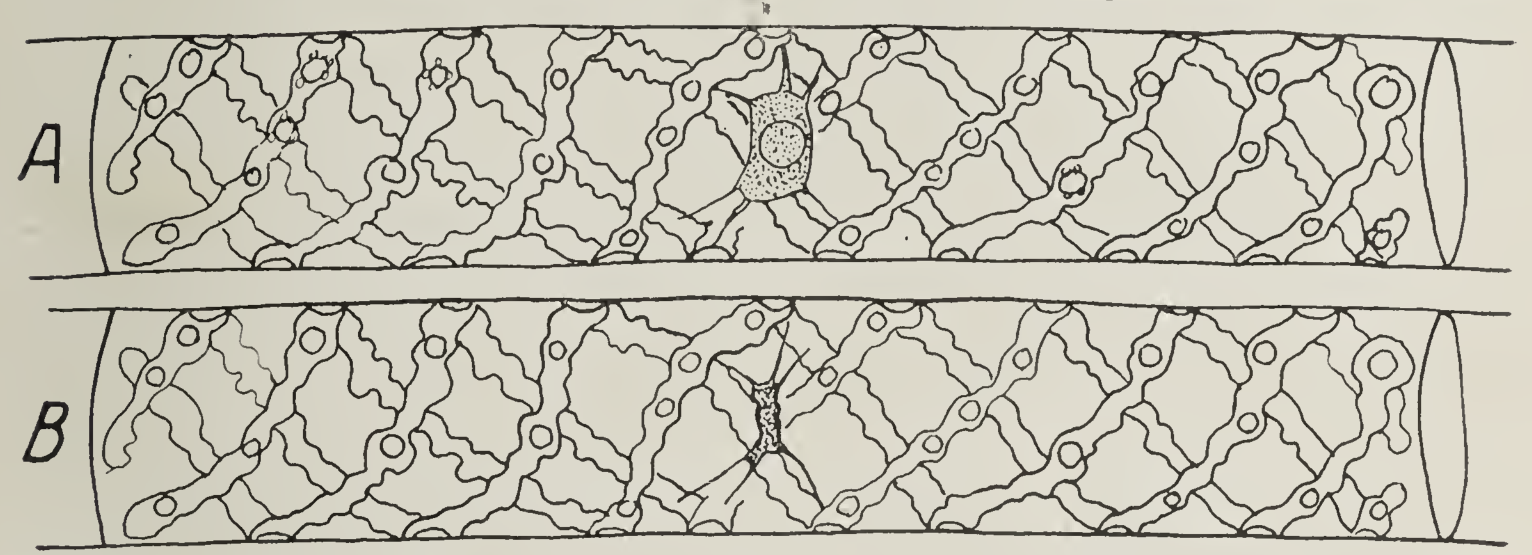


Fig. 1. *A* Ursprüngliche Zelle von Spirogyra. *B* Dieselbe Zelle nach Einwirkung von Kaliumoxalatlösung von 2 %.

völlig intakt. Erst nach einigen weiteren Minuten treten an den Lappen der Chlorophyllbänder Kontraktionen auf, welche allmählich den ganzen Chloroplasten ergreifen.

Die am Zellkern von Spirogyrazellen bei der Wirkung einer 2 %igen Oxalatlösung eintretende Kontraktion ist in obiger Illustration veranschaulicht. Die Zeichnung (Vergr. 1000 fach) wurde von Herrn Dr. Renner bei der Beobachtung ein und derselben Zelle hergestellt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank sage.

1) Flora 1892, pag. 375 u. 385. Weiteres in Biochem. Ztsch., Bd. XXXVIII, p. 226.

2) Das Calcium, das im Zellkern gebunden ist, braucht nicht maskiert zu sein, wie Macallum meint, um so weniger, wenn es an die Phosphorsäure der Nucleoproteine gebunden ist. Calciumverbindungen sollen eine rote Farbe mit Hämatoxylin geben. Diese Reaktion tritt aber nur ein bei Calciumkarbonat, oder wenn, wie oft beim geglühten Chlorcalcium, Spuren von Calciumoxyd vorhanden sind. Ganz neutrale Calciumsalze geben keine Färbung mit jenem Reagenz.

Die gewaltige Kontraktion des Zellkernes ist wohl am besten so zu erklären, daß viel Imbibitionswasser austritt, sobald das Calcium des Zellkernes entzogen und durch das Kalium des Kaliumoxalats ersetzt wird[1]), wodurch Strukturstörung und Tod erfolgen muß.

Die Tatsachen, welche zeigen, daß es sich bei jener Kontraktion um eine Calciumentziehung handelt, sind folgende:

1. Die für Oxalate am meisten charakteristische Eigenschaft, welche andere nahe verwandte Salze nicht besitzen, ist die, Calcium anderen Verbindungen selbst bei bedeutenden Verdünnungen sofort zu entziehen.

2. Nur für Bakterien und die niedersten Formen von Fadenpilzen, Flagellaten und Algen sind Oxalate nicht giftig. Diese Formen enthalten aber auch kein Calcium und können sich ohne dasselbe entwickeln. Um eine Calciumentziehung handelt es sich offenbar auch bei der weit langsamer erfolgenden Giftwirkung von Magnesiumsalzen; denn sie wirken nur auf calciumbedürftige Pflanzen als Gift, aber nicht auf die eben erwähnten niedersten Formen. Jene Giftwirkung der Magnesiumsalze kann nur durch Calciumsalze aufgehoben, durch Kaliumsalze aber nur verzögert werden[2]).

3. Fluornatrium, welches mit Kaliumoxalat nur die charakteristische calciumfällende Wirkung gemeinsam hat, wirkt auf calciumbedürftige Pflanzen ebenso giftig, als Kaliumoxalat und kontrahiert den Zellkern der Spirogyra ebenso rasch als dieses. Für jene niedersten pflanzlichen Formen aber ist Fluornatrium ein weit schwächeres Gift als für die nächst höheren[3]).

4. Kaliumoxalat ist giftig für alle tierischen Organismen von der Amöbe an aufwärts. An Leukozyten hat F. Winkler beobachtet, daß sowohl Kaliumoxalat als auch Fluornatrium einen raschen Kernzerfall herbeiführen, was im Kontrollversuch mit Kaliumtartrat nicht geschah.

5. Die roten Blutkörperchen der Säugetiere sind frei von Calcium (Abderhalden); sie enthalten aber auch keinen Kern. Die roten Blutkörperchen der Vögel enthalten Calcium (Hörhammer), und dementsprechend ist auch ein Kern vorhanden.

6. Der Calciumgehalt der tierischen Organe wächst mit der Masse und Größe der Zellkerne, denn Drüsen- und Ganglienzellen (graues Hirn) sind kalkreicher als Muskeln und Nervenfasern. Muskeln von Batrachiern und Fischen haben größere Zellkerne als die Muskeln der Säugetiere, aber auch einen weit höheren Gehalt an Calcium.

---

1) Man könnte diesen Zustand mit den großen Unterschieden im Kristallwassergehalt verschiedener Salze vergleichen.

2) Siehe Flora, Bd. CII, pag. 110.

3) Ebenda, Bd. XCIV, pag. 330. Dem Fluornatrium kommt eine zweifache Giftwirkung zu, eine kalkfällende und eine alkaloidartige.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. FÜNFTER BAND

(DER GANZEN REIHE 105. BAND)

VIERTES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 1 TAFEL UND 35 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

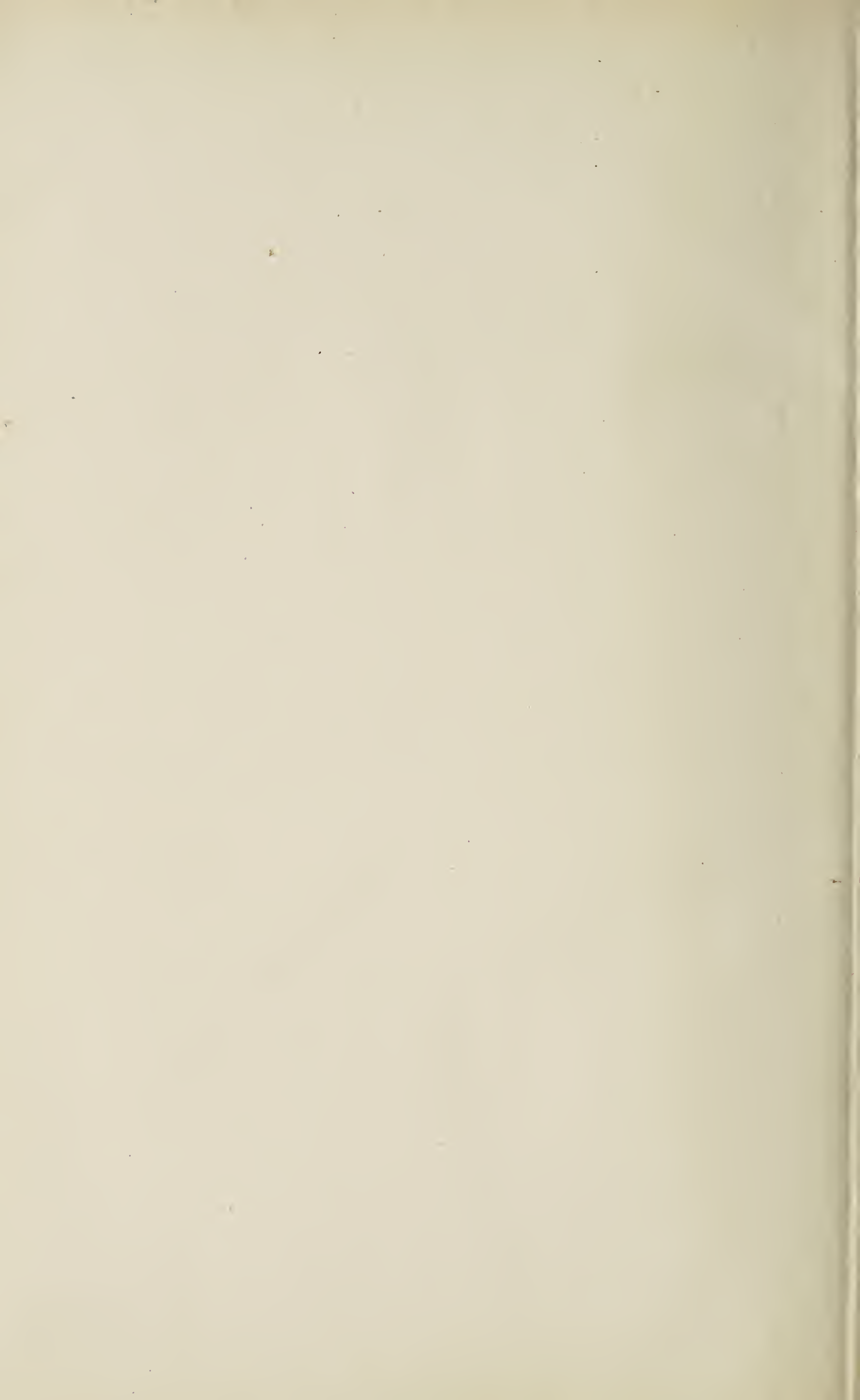
ERSCHIENEN AM 9. MAI 1913

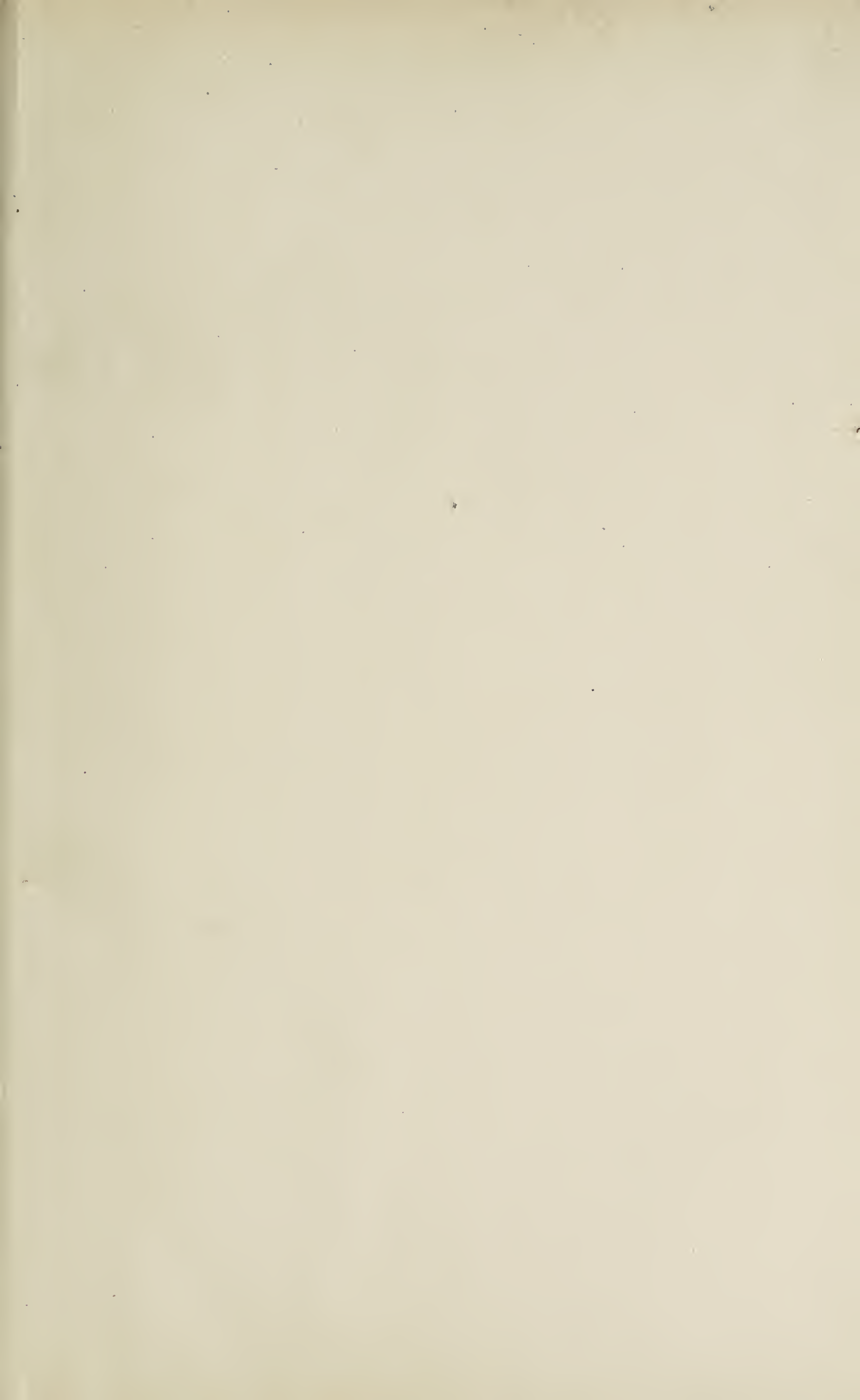
Inhaltsverzeichnis.

Diesem Heft liegen 3 Prospekte bei: 1.) vom Verlag der Umschau, betr. **Bechhold, „Handlexikon der Naturwissenschaften und Medizin“**; 2.) vom Bibliographischen Institut in Leipzig und Wien über die im Erscheinen begriffene allgemeinverständliche Botanik **„Die Pflanzenwelt“**, von Prof. Dr. **Otto Warburg.** 3 Bände in Halbleder gebunden zu je 17 Mark; 3.) von Gustav Fischer, Verlag in Jena, betr. **„Mycologisches Centralblatt“.**

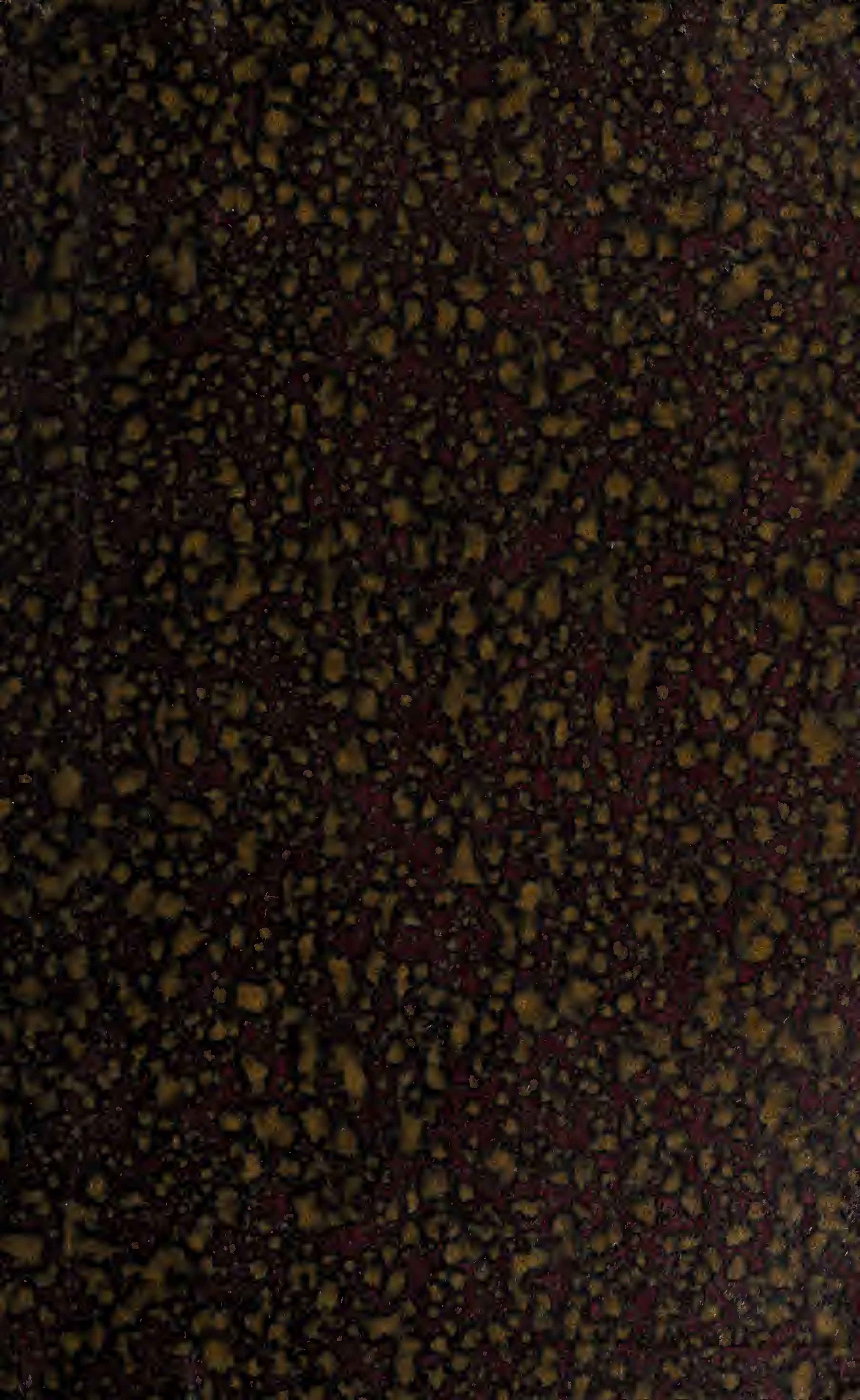
Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.












UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F
C001
FLORA$MARBURG
105 1913
3 0112 009384048